DIE RESPIRATORISCHEN MECHANISMEN DER TUBIFICIDEN

EINE EXPERIMENTELL-PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNG
AUF ÖKOLOGISCHER GRUNDLAGE

VON

GUST. ALSTERBERG

MIT 41 TEXTFIGUREN

(Arbeit aus dem Zoologischen Institut zu Lund)

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Diss.
Lund
1922.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553402_0055

DIE RESPIRATORISCHEN MECHANISMEN DER TUBIFICIDEN

EINE EXPERIMENTELL-PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNG AUF ÖKOLOGISCHER GRUNDLAGE

(ARBEIT AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT ZU LUND)

AKADEMISCHE ABHANDLUNG,

WIRD MIT GENEHMIGUNG DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU LUND ZUR ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE DEN 27. MAI 1922 UM 5 UHR N. M. IM AUDITORIUM DES ZOOLOGISCHEN INSTITUTS ZU ÖFFENTLICHER VERTEIDIGUNG VORGELEGT

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

VON

GUST. ALSTERBERG

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 18. Nr 1.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 33. Nr 1.

DIE RESPIRATORISCHEN MECHANISMEN DER TUBIFICIDEN

EINE EXPERIMENTELL-PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNG AUF ÖKOLOGISCHER GRUNDLAGE

VON

GUST. ALSTERBERG

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

MIT 41 TEXTFIGUREN

(Arbeit aus dem Zoologischen Institut zu Lund)

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 8. März 1922 vorgelegt.

LUND 1922
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

Einleitung.

Der Zweck der vorliegenden Untersuchung ist nicht nur der, eine allgemeine Übersicht über die verschiedenen physiologischen Eigenschaften der *Tubificiden* zu geben, sondern sie will auch *gleichermaassen* die allgemeinen Züge in den Milieuverhältnissen dieser Tiere beleuchten.

Die *Tubificiden* sind, wie bekannt, ein besonders hervortretendes Element in der Bodenfauna des Süsswassers und werden deshalb fortwährend in limnologischen Abhandlungen erwähnt. Ich werde in einer anderen Abhandlung ihre Verbreitung nach regionalen Gesichtspunkten, wie diese von NAUMANN (1921 a) aufgestellt worden sind, besprechen. In diesem Zusammenhang kann ich nur vorausschicken, dass die *Tubificiden eurytroph* [1] sind, wenn sie auch in grösseren Individuenzahlen nur in bestimmten Bodenschlammtypen vorkommen, wobei sie durch ihre An- oder Abwesenheit nicht nur den Wassertyp *markieren,* sondern eine *Bedingung* desselben sind.

Was die Physiologie und Ökologie [2] der *Tubificiden* anbetrifft, so ist, obwohl sie schon von ARISTOTELES (THIENEMANN 1912) und dann von O. FR. MÜLLER [3] und CH. BONNET [4] erwähnt werden, doch wenig darüber bekannt, wie dies fast bei allen aquatilen *Anneliden* der Fall ist. WAGNER (1906) hat die *Tubificiden* einer Reihe von Beobachtungen in dieser Hinsicht unterworfen, jedoch ohne eine genauere Analyse der verschiedenen Erscheinungen, weshalb auch seine Angaben nicht immer zuverlässig sind.

Betreffs des Milieus der Bodenfauna ist diese merkwürdigerweise niemals einer Untersuchung von ökologischen Gesichtspunkten aus unterworfen worden. Untersuchungen, die Objekte aus diesem Milieu physiologisch oder ökologisch behandelt haben, haben aus besonderen Gründen dies Problem nur peripherisch berührt.

---

[1] Diese Terminologie ist mit besonderer Berücksichtigung auf das Plankton aufgestellt. Dass wir nicht nur betreffs der Ernährungsverhältnisse sondern auch betreffs der ganzen Ökologie der Bodenfauna von denselben Gesichtspunkten, wenn auch *cum grano salis*, ausgehen können, wird aus dieser und noch besser aus anderen, noch in Gang befindlichen Untersuchungen hervorgehen.

[2] Diese beiden Begriffe habe ich in demselben Sinn benutzt wie TSCHULOK (Das System der Biologie in Forschung und Lehre, Jena 1910; ref. von DU RIETZ 1921).

[3] O. FR. MÜLLER: Von Würmern des süssen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771; ref. von WAGNER 1906.

[4] CH. BONNET: Traité d'Insectologie. Neuchâtel 1779; ref. von WAGNER l. c.

Pause (1919), der von verschiedenen Gesichtspunkten aus die *Chironomiden*-Larven untersucht hat, behandelt niemals die ökologischen Eigenschaften des Bodenschlammes, weil er die Tiere von ihrem natürlichen Medium *isolierte.* Bounhiol (1902), der über den Gasaustausch mariner *Anneliden,* die aus ähnlichen Medien stammten, arbeitete, verfuhr in derselben Weise. Allgemeine Gesichtspunkte sind jedoch von verschiedenen Verfassern aufgestellt worden. Besonders bei Untersuchungen, die die Respiration der Fische behandeln, hat man diese Probleme sehr nahe berührt; aber die betreffenden Verfasser z. B. Noè (1893), Polimanti (1911) haben sich auf mehr allgemeine und recht schwankende Auseinandersetzungen beschränkt.

Unter den *Tubificiden* habe ich als experimentelles Objekt ausschliesslich *Tubifex rivulorum* Lamarck und *Limnodrilus Hoffmeisteri* Claparède benutzt, die sehr allgemein in der Gegend von Lund vorkommen. Es ist jedoch meine Absicht die Untersuchungen auch auf andre systematisch und ökologisch nahestehende Gruppen auszudehnen. Ausser den erwähnten habe ich bisher *Lumbriculus variegatus* Grube, und auch *Nais elinguis* O. Fr. Müller einige Male zu beobachten Gelegenheit gehabt. Ausserdem habe ich einige Typen der *Chironomiden*-Larven und *Hirudineen* präliminär von demselben Gesichtspunkt aus untersucht.

Die hier vorgelegten zum allergrössten Teil laboratoriumstechnisch ausgeführten Untersuchungen aus dem Zoologischen Institut in Lund, wurden 1917 angefangen und beschäftigten mich, abgesehen von einigen Unterbrechungen, bis in die letzte Zeit hinein. Es ist mir eine sehr liebe Pflicht, meinen beiden Lehrern, den Professoren Herrn Dr. Hans Wallengren und Herrn Dr. Oskar Carlgren, meinen ergebensten Dank auszusprechen für die Unterstützung bei diesen Untersuchungen, sowohl durch das mir in liebenswürdigster Weise entgegengebrachte Interesse, wie auch durch die vielen anregenden guten Ratschläge und das Entgegenkommen, womit mir die Resourcen des Instituts zur Verfügung gestellt worden sind. Unserm hervorragenden schwedischen Spezialisten in der limnologischen Wissenschaft, Herrn Privatdozenten Dr. Einar Naumann, Lund, bin ich sehr verbunden; denn jederzeit stand mir seine reichhaltige Bibliothek zur Verfügung und seine guten sachgemässen Ratschläge und sein kritisches, aber zugleich optimistisches Verständnis für meine Arbeit, ist mir von allergrösster Bedeutung gewesen. Viele wertvolle Gesichtspunkte habe ich dadurch gewonnen, dass ich im Herbst 1921 Möglichkeit hatte in Plön (Holstein) zu arbeiten. Wenn auch die dortigen Untersuchungen einem anderen Ziele zustrebten, so waren sie mir doch von grossem Nutzen besonders dadurch, dass sie draussen in der freien Natur gemacht wurden und darum eine mehr vollständige Wertschätzung der ökologischen Verhältnisse an Ort und Stelle ermöglichten. Darum ist es mir eine angenehme Pflicht dem Leiter des Biologischen Instituts in Plön, Herrn Professor Dr. August Thienemann, meinen grossen Dank auszusprechen für den mir in so liebenswürdiger Weise angebotenen Arbeitsplatz im Biologischen Institut und für sein anregendes Interesse für meine Arbeit.

I. Allgemeine Züge in der Ökologie der Tubificiden.

Der Röhrenbau der Tubificiden.

Zunächst werde ich über einige allgemeine interessante Züge in der Ökologie der *Tubificiden* berichten. Jedoch werde ich hier nicht meine Untersuchungen über ihre regionale Verteilung oder ihre Bedeutung als Detritusfresser referieren; denn es ist meine Absicht, auf diese Probleme in einer anderen, schon in der Einleitung erwähnten Abhandlung näher einzugehen.

Eine ökologisch sehr hervortretende Eigenschaft bei den *Tubificiden* ist ihre Fähigkeit Röhren zu bauen, eine Fähigkeit, die den lateinischen Namen der Familie verursacht hat. Diese Röhren bilden von der Schlammoberfläche vertikal ins Wasser herausstehende, schornsteinähnliche Fortsetzungen der Schleimhüllen, die die Gänge unten im Schlamm bekleiden.

Die Fähigkeit, Röhren zu bauen ist besonders allgemein unter den *Anneliden*. Bohn (1906) hat bei den *Polychaeten* festgestellt, dass die Röhren nicht nur von den *Sedentarien* gebaut werden, wie man erwarten könnte, sondern auch von den *erranten* Formen. Dagegen ist die Zahl der röhrenbauenden *Oligochaeten* gering. Unter diese sind zuerst die *Tubificiden* zu rechnen und die Gattung *Dero*, die auf die *Naiden* zurückzuführen ist. Dagegen ist *Lumbriculus* in dieser Hinsicht auszunehmen [1].

Was den Röhrenbau der *Tubificiden* betrifft, so war es unbekannt wie das Tier bei dessen Konstruktion verfährt. Ch. Bonnet (1741, ref. von Wagner 1906) führt in seinem *Traité d'Insectologie* eine Reihe Beobachtungen an, jedoch ohne die richtige Erklärung gefunden zu haben. Wagner (l. c.) selbst hat ebenfalls nicht die Konstruktion des Röhrenbaus ermitteln können. »Wie die Röhren hergestellt werden, habe ich im einzelnen nicht feststellen können, da hierin die Beobachtungsmöglichkeit versagt. Die kleinen Schlammpartikelchen, die die Wände der Röhren aufbauen, werden wohl durch Drüsensekrete der Würmer zusammen gebacken — —.»

---

[1] Hier stelle ich eine Fehlerhaftigkeit in den Angaben betreffs der Ökologie des *Lumbriculus* fest; Doflein (Hesse und Doflein 1914, S. 238, 239) rechnet nämlich *Lumbriculus* zu den röhrenbauenden Formen.

In diesem Fall hat WAGNER einen Irrtum begangen wenn er annimmt, dass O. FR. MÜLLER, der Beobachtungen an den *Tubificiden* gemacht hat, mit seinem Ausdruck »Röhren» die Röhrenkonstruktionen dieser Tiere gemeint hat. Mit diesem Ausdruck hat MÜLLER nur *das Tier selbst* gemeint; denn er sagt: »Diese beweglichen Röhren sind Würmer»; MÜLLER hat auch beobachtet, dass »erdigte Teile durch die Röhren aufsteigen und in einem Bogen herabfallen», womit er die Detritusabsetzung gemeint hat, die man infolge der Durchsichtigkeit des Tieres in allen ihren Phasen verfolgen kann. Dieser Prozess hat nichts mit der Konstruktion von Röhren zu tun, wie WAGNER anzunehmen geneigt ist.

Indessen ist es mir gelungen diese Sache feststellen zu können, die äusserst einfach in ihren Details ist. Die Tiere haben gewöhnlich den Hinterkörper über den Schlamm ausgestreckt und zeigen dabei eine wellenförmige Bewegung. Ich konnte beobachten, wie diese sich verändert zu einer allmählich gleichartigen, wenn auch so zu sagen mehr energischen. Der Hinterkörper[1] bewegt sich in so grossen Schwingungen hin und zurück, dass er fest gegen den Schlamm gedrückt wird, wobei

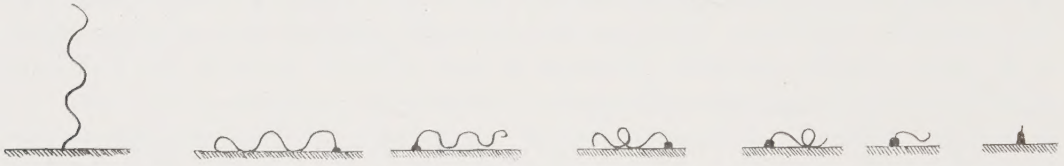

Fig. 1.

gleichzeitig grosse Massen von Schlammpartikeln an demselben kleben bleiben. Während dieser unausgesetzt fortgesetzten oszillierenden Bewegungen zieht sich das Tier langsam unter die Schlammoberfläche, wodurch die Schlammpartikelchen, die am Hinterkörper haften, an der Mündung zum unterirdischen Gange in Form einer Hülse abgestrichen werden. Diese Bewegungen sind ziemlich heftig, und man erhält, wenn man sie das erstemal beobachtet, ohne ihre Bedeutung zu kennen, unwillkürlich die Auffassung, dass das Tier einem schweren Angriff ausgesetzt ist, gegen den es reagiert. Es erinnert an die schleudernde Bewegung, die einen Regenwurm durchläuft, wenn er querdurchgeschnitten ist. Nach einer solchen Prestation, die höchstens 3—4 Sekunden dauert, kommt der Hinterkörper des Tieres, nachdem er sich einige Augenblicke unten im Schlamm befunden hat, wieder zum Vorschein und setzt die normale oszillierende Bewegung fort. Meistens erreicht die Röhre keine nennenswerte Höhe durch eine einzige solcher Serien von Bewegungen, sondern die Reaktion muss mehrmals wiederholt werden. Ich will durch einige schematische Bilder die Röhrenbaubewegungen illustrieren (Fig. 1). Phase I zeigt die normale Stellung des Hinterkörpers, ehe die erwähnten Bewegungen sichtbar werden, Phase II, wie bei den eintretenden Röhrenbewegungen der Hinterkörper gegen

[1] Was ich hier und weiterhin als »Hinterkörper» bezeichne, ist der freie distale Teil des Tieres, der über den Schlamm ausgestreckt ist. Durch diese Terminologie erspare ich langwierige Umschreibungen.

den Schlamm presst. Phase III zeigt, wie das Tier den Hinterkörper zur entgegengesetzten Seite hinübergeschwenkt hat; Phase IV, wie das Tier den Hinterkörper zur vorherigen Seite zurückgebracht und dabei in denselben eine Öse geschlagen hat, während es in Phase V wieder den Hinterkörper zur andern Seite geführt hat. Unterdessen wandert die Öse von der Basis des Hinterkörpers aus hinauf zur Spitze, wie aus Phase VI hervorgeht. Während all diesen Bewegungen hat das Tier sich allmählich hinunter in die Röhre gezogen, und in Phase VII erscheint nur ein unbedeutender Teil desselben oberhalb des Schlammes. Die Schlammpartikelchen werden zu solchen Röhren zusammengeklebt durch ein Sekret, das in reichlicher Menge von Hautdrüsen abgesondert und bei den beschriebenen Bewegungen herausgepresst wird. Es besteht aus Mucin; denn es wird durch Muchämatin blau gefärbt. Wenn man die Röhre vorsichtig im Wasser knetet, kann man die Schlammpartikelchen abwaschen, sodass das Bindemittel fast rein zurückbleibt.

Diese schornsteinartigen Röhren bilden die direkte Fortsetzung der Gänge hinunter in den Schlamm, und gehen ohne Grenze in diese über, die mit einer Schleimhülse von derselben Art bekleidet sind. Lebt das Tier in genügend feinkörnigem Schlamm, so ist es ohne grössere Schwierigkeit möglich, durch vorsichtige Spülung mit der Pipette, cm-lange Stücke dieser Tapezierung frei zu präparieren.

Die Tiere führen die gleichen beschriebenen Bewegungen in jedem Detail auch bei umgekehrter Orientierung aus, d. h. wenn die Schlammoberfläche nach unten gekehrt ist. Um den Schlamm nun zurückzuhalten, waren die Mündungen der Experimentkulturen[1] mit Stramin überbunden. Nun sind jedoch die Bewegungen ohne Erfolg, da auf der nach unten gekehrten straminüberkleideten Oberfläche keine Schlammpartikel vorhanden sind. Dekapitierte Tiere führen ganz normale Röhrenbewegungen aus, ebenso wie solche, die einen kleineren Teil ihres Hinterkörpers verloren haben.

Was das auslösende Irritament betrifft, so muss dieses von Kontaktnatur sein, derselbe Fall, wie ihn Loeb (1891) bei *Cerianthus membranaceus* und *Spirographis Spalanzanii* bei Sezernierung des Schleims, womit diese Formen ihre Röhren konstruieren, fand. Was die *Tubificiden* betrifft, so sind ihre Röhren unter den verschiedenartigsten äusseren Bedingungen vorhanden. Z. B. üben O_2 und CO_2 vielleicht mit Ausnahme der aller stärksten Konzentrationen keinen Einfluss auf den Röhrenbau aus; nur bei Asphyxie sind keine Röhren zu entdecken. Die einzig notwendigen Bedingungen sind Schlamm und eine Wasserschicht darüber.

Übrigens bauen nicht alle Individuen in einer Kolonie Röhren. Einige verlängern nämlich nicht den unterirdischen Gang, der statt dessen nach obenhin mit einer trichterförmigen Ausweitung abschliessen kann, welche dadurch entsteht, dass das Tier mit seinen wellenförmigen Bewegungen das Material in der Mündung des Ganges zusammenpackt. Die Röhre kann von wechselnder Höhe sein; die Regel

[1] Eine Experimentkultur = ein Tier + die bis zum Rand mit Schlamm gefüllte Glasröhre (S. 53).

hierbei ist, dass sie nie über die Spitze des Hinterkörpers reicht, wenn dieser in normaler Höhe ausgestreckt ist. Die ökologische Funktion der Röhren ist nicht ohne weiteres klar. Dass sie Bedeutung für den Schutz des Tieres haben, ist sicher. Aber eigentümlich ist, dass diese ihre Bedeutung in Konflikt zu kommen scheint mit der Funktion des freien Hinterkörpers als ein respiratorisches Organ.

In diesem Zusammenhang will ich auf eine Eigentümlichkeit hinweisen. Der Hinterkörper des *Tubifex* kann manchmal ganz mit *Vorticelliden* bedeckt sein. Ob diese als Parasiten oder verhältnismässig unschuldige Epizoen anzusehen sind, habe ich nicht feststellen können. In höherem Maasse schädlich scheinen sie jedoch nicht zu sein; denn ich konnte mehrere Monate *Vorticella*-infiziertes Material zur Verfügung haben, ohne bei *Tubifex* irgendwelche spontan eintretende Degeneration konstatieren zu können. Das merkwürdigste ist, dass, während in einem Teich alle *Tubifex*-Individuen ohne Ausnahme vollständig in eine solche *Vorticella*-Bekleidung eingehüllt sein können, ich bei den *Limnodrilus*-Individuen, die gleichzeitig aus demselben Wasser geholt sind, niemals eine einzige *Vorticella* gesehen habe. Diese feine Spezialisierung, die wir betreffs der Epizoen hier und anderswo immer treffen, ist geeignet, die grösste Verwunderung zu erregen, besonders, wenn man mit in Berechnung zieht, dass *Tubifex* und *Limnodrilus* sowohl systematisch wie ökologisch einander sehr nahe stehen, welche Tatsache in diesem Fall vielleicht das allerbedeutungsvollste ist.

Die Rolle der Tubificiden als Indikatoren auf verunreinigtes Wasser.

Alle Verfasser, welche die Ökologie des Süsswassers studiert haben, sind sich darin einig, dass die *Tubificiden* durch ihr Vorkommen ein höchst verunreinigtes Wasser indicieren. Deshalb rechnen Kolkwitz und Marsson (1909) in ihrem ökologischen System »der tierischen Saprobien» *Tubifex* zu den *polysaproben* und *α-mesosaproben Organismen,* während *Limnodrilus Hoffmeisteri α-mesosaprob* ist. Thienemann (1915, S. 24) ist auch geneigt, die erst erwähnte Gattung ungefähr auf die Grenze zwischen die α-mesosaproben und die polysaproben Organismen zu stellen. Auch Fehlmann (1917) bezeichnet die *Tubificiden* ohne weiteres als Indikatoren auf ein verunreinigtes Milieu, und sieht sie als »Schmutzfinken erster Ordnung» an. Unzweifelhaft sind sie, den Verhältnissen eines saprobisierten Wassers gegenüber, als sehr resistent anzusehen. Die *Tubificiden* können in dieser Hinsicht gleich verschiedenen Typen der *Chironomiden*-Larven als ein Vorposten von höher organisierten Tieren bezeichnet werden, die dem infragekommenden Milieu gegenüber keine besonders auffällige äussere morphologische Anpassung der respiratorischen Mechanismen zeigen, wie dies im Gegensatz hierzu bei *Eristalis, Ptychoptera, Stratiomys* und anderen *Dipteren*-Larven der Fall ist. Diese, die gewöhnlich in seichtem Wasser leben, sind mit einer langen Tracheenröhre, die sie zur Wasseroberfläche hinaufführen, ausgerüstet. Dadurch sind sie auf effektive Art gegen O_2-Mangel geschützt,

der sonst in verunreinigtem Wasser die Respiration unmöglich zu machen droht. Es ist nämlich nicht so sehr die durch die Fäulnisstoffe verursachte direkte Giftwirkung, die die Fauna schädigt, sondern die O_2-Zehrung, die durch die erwähnten Verunreinigungen in hohem Grade gesteigert wird. Das betonen sowohl Kolkwitz und Marsson (1909, S. 131) wie auch besonders Thienemann (1915, S. 25). Steinmann und Surbeck (1918) dagegen haben die Sache anders zu erklären versucht, wenn auch mit Unrecht, was ich zum Teil in einer besonderen kleineren Untersuchung behandelt habe (Alsterberg 1920).

Aber damit ist das Problem noch nicht ohne weiteres klar; denn man könnte ja glauben, dass die Eigenschaft der *Tubificiden*, das saprobisierte und damit O_2-arme Wasser vorzuziehen, auf einer Giftwirkung des Sauerstoffs beruhen könnte. Ich habe jedoch in meinen Experimenten meistens sehr gutes Wasser benutzt, dann und wann Wasser mit sehr hoher O_2-Spannung, ohne dabei eine schädliche Wirkung auf das Tier konstatieren zu können. Wagner (1906) glaubte allerdings gefunden zu haben, dass *Tubifex* »für das Leben in reinem Wasser nicht geeignet ist», hat aber dabei einen Irrtum begangen, der noch weiterhin näher beleuchtet werden soll (S. 30). Ohne Schlamm halten *Tubifex* und *Limnodrilus* mehrere Monate in O_2-reichem Wasser aus[1] und wenn sie gleichzeitig Schlamm zur Verfügung haben, wachsen sie, werden geschlechtsreif und produzieren Eikapseln, die sich genau wie unter normalen Verhältnissen entwickeln. Wir können aus diesen Tatsachen verstehen, dass O_2-reiches Wasser jedenfalls nicht auf diese Tiere giftig wirkt. Man wird tatsächlich, wenn der Boden als Nahrungssubstrat geeignet ist, auch in Wasseransammlungen mit verhältnismässig O_2-reichem Wasser, ihr gänzliches Fehlen sehr selten konstatieren, mag die Anzahl auch wechseln.

Damit haben wir gefunden, dass *bei Vorhandensein von* O_2, die verschiedenen O_2-Konzentrationen nicht ohne weiteres die Verhältnisse betreffs der Ausbreitung der *Tubificiden* erklären; denn dadurch wird nicht, wie wir gefunden haben, die Massenentwicklung in den respiratorisch schlecht ausgerüsteten Gewässern zu verstehen ermöglicht. Wir müssen vielmehr die Nahrungsökologie der *Tubificiden* untersuchen. Wo sie in grossen Mengen auftreten, ist der Schlamm stark mit organischen Abfallstoffen gemischt und deshalb in einen intensiven Verwesungszustand versetzt. Die *Tubificiden* fordern für eine Massenentwicklung ein nahrungsreiches Substrat, oder wenigstens, dass die Nährstoffe in grossen Mengen vorkommen. Aber diese Forderungen sind nur in den stark saprobisierten Gewässern vorhanden. »Die *Tubificiden* sind zunächst nicht Abwasserwürmer, sondern Schlammwürmer», sagt Hentschel (1917, S. 153) sehr treffend. Je grösser deshalb die Saprobisierung, desto nahrungsreicher der Schlamm, der abgelagert wird, und desto grösser die Zahl der *Tubificiden*. Somit reagieren die sonst *eurytrophen* Organismen mit »Massenauftreten» auf *eutrophe* Verhältnisse.

---

[1] Jedoch ist es möglich, dass *sehr* hohe O_2-Konzentrationen tödlich auf diese Tiere wirken (cfr. Gaarder 1918), Verhältnisse, die sie jedoch unter ökologischen Umständen leicht umgehen.

Nun können wir wieder zu der Bedeutung des Sauerstoffs zurückkehren. Ich konstatierte, dass in dem Teich auf Allhelgonabacken, gleich in der Nähe der Universitätsbibliothek, die *Tubificiden*-Fauna, die sich während des Hochsommers in ungeahntem Grade entwickelt hatte, im Spätsommer schnell verschwand, im Zusammenhang mit der überhandnehmenden *Lemna*-Vegetation. Diese legte sich wie ein für Licht undurchdringlicher Teppich auf die Wasseroberfläche, wodurch das assimilierende Phytoplankton abstarb, das Wasser O_2-frei wurde und gleichzeitig sich nun auf dem Boden Material von toten Organismen in grosser Menge ansammelte. Der Bodenschlamm, der ganz schwarz gefärbt war, erhielt eine ausserordentlich lose Konsistenz und roch stark nach H_2S; die *Tubificiden*-Fauna verschwand, um erst Mitte April des nächsten Jahres sich wieder zu entwickeln. Wahrscheinlich durchleben die Tiere, die somit nicht eine unbegrenzt lange Zeit *das Verschwinden des* O_2 ausdauern können, den Winter im Eistadium, was man daraus schliessen kann, dass sie im April anfangs sehr klein waren. In Teichen und Seen, wo keine solch übertriebene Produktion von organischem Material zustande kommt, überleben sie, wie ich gefunden habe, den Winter als ausgewachsene Tiere, was ja auch mit den Angaben von Ditlevsen (1904) übereinstimmt. Doch halte ich für wahrscheinlich, dass ihr Auftreten auch hier wenigstens nüanciert periodisch ist; denn die Individuenmenge ist frühzeitig im Frühling viel kleiner als im Herbst. Auch in den Seen ist möglicherweise eine Periodizität vorhanden; denn so glaube ich einige Eigentümlichkeiten in der durchschnittlichen Grösse der Tiere, die ich in den Seen bei Plön gesammelt habe, am besten deuten zu können. Wir beobachten hier, dass das Wasser nach den Jahreszeiten seine Reinheitsqualität und sein Produktionsbild verändern kann, (im vorigen Falle war die Veränderung durch die *Lemna*-Wucherung verstärkt). Im Herbst, wenn die Planktonorganismen absterben, wird ein Wasser oft polysaprob und erhält eine polysaprobe Organismenwelt. Im Frühling, wenn die assimilierenden und O_2-produzierenden Organismen überhand nehmen, verschwinden die für die polysaprobe Zone charakteristischen *heterotrophen* Organismen, und das Wasser bekommt in bezug auf Reinheit seine mesosaprobe Natur wieder. Diese Successionsverhältnisse sind besonders in kleineren Wasseransammlungen ausgeprägt (Naumann 1919 a).

Nun kommt betreffs der Bodenfauna eine Komplikation hinzu, dadurch dass diese Fauna bei einer jeden Wasseransammlung auf ein mehr oder weniger stark saprobisiertes Milieu deutet, selbst wenn das Wasser an und für sich oligosaprob oder selbst katharob zu bezeichnen ist. Die Bodenablagerungen bestehen nämlich aus einer Akkumulation der faulenden und verwesenden autochtonen und allochtonen Partikel, die sedimentiert werden. Sogar die Alpenseen, die wenigstens ziemlich reines Wasser haben sollen, haben eine Bodenfauna, die auf eine Saprobisierung hindeutet, eine Tatsache, die laut Thienemann (1915, S. 30) auch für die Seen des deutschen Flachlands gilt und zwar in noch höherem Maasse. Tatsächlich werden wir finden, dass in jedem Wasser die von Naumann (1919 a) aufgestellten Milieuspektrenbegriffe sich *nicht nur zeitlich*, wie in den oben erwähnten Successionen,

projizieren lassen, sondern auch *in dem vertikalen Niveau* (Ruttner 1914, Naumann 1919 a), und zwar so, dass immer die am meisten saprobisierte Schicht am untersten gelegen ist, die weniger saprobisierte höher, je nach dem Niveau. Auch hier lässt sich mit grösster Leichtigkeit die von Kolkwitz und Marsson aufgestellte ausgezeichnete Terminologie (1908, 1909) anwenden. Mit Rücksicht darauf werde ich in Übereinstimmung mit Thienemann die Organismen wie z. B. *Tubificiden* und *Chironomiden*-Larven, die auf oder in der Schlamm-Oberfläche leben, oder irgendwie daran gebunden sind, als *α-mesosaprob* bezeichnen. Dass die hierhergehörigen Milieuverhältnisse gewöhnlich in dieser Weise beschaffen sind, werde ich in den folgenden Abschnitten der Abhandlung beweisen. Dass die Tiere viel weniger zahlreich sind, wenn O_2 in dem Tiefenwasser teilweise oder ganz verschwunden ist, habe ich in den Seen bei Plön gefunden. Dagegen kann ich nicht der Ansicht beipflichten, dass *Tubifex* als ein polysaprober Organismus zu bezeichnen wäre; denn die polysaprobe Stufe ist gewöhnlich in die unter der Schlammoberfläche gelegenen Schichten zu verlegen. Die hierhergehörige Organismenwelt wird auch von Lauterborn (1915) ohne weiteres als tatsächlich polysaprob bezeichnet. Die über der Schlammoberfläche gelegene Wasserschicht ist, wenigstens in dem eutrophen Wasser, als β-mesosaprob zu bezeichnen. Sie erstreckt sich oben bis zum Metalimnion, und über diesem haben wir bis zur Wasseroberfläche oligosaprobe Verhältnisse. Betreffs des oligotrophen Wassers sind wir nicht so gut orientiert. Hier ist möglicherweise die β-mesosaprobe Stufe auf eine ganz dünne Wasserschicht, gleich in der nächsten Nähe der Schlammoberfläche, beschränkt. Ob das Metalimnion als eine Grenze zwischen den verschiedenen Reinheitsgraden eines Wassers anzusehen ist, z. B. zwischen einer oligosaproben und einer katharoben Stufe, wissen wir nicht.

Damit will ich meinen Standpunkt betreffs der Verbreitung der *Tubificiden* und ihrer Rolle als Abwasserindikatoren folgenderweise zusammenfassen[1]. Die Tiere sind gleichermassen von den respiratorischen und den nutritiven Verhältnissen abhängig. Sie können nicht übermässig lange Zeit O_2-Armut und Fäulnisstoffe aushalten, darum verschwinden sie z. B. beim Auftreten der *Lemna*-Vegetation und bei O_2-Armut in dem Tiefenwasser, Folgeerscheinungen eines allzu grossen Nährstoffreichtums oder einer übertriebenen Sedimentation. Andererseits sind die *Tubificiden* an ein nahrungsreiches, in grosser Menge vorhandenes Substrat gebunden; dies kann nicht leicht realisiert werden, wenn das Wasser nahrungsarm und infolgedessen konstant O_2-reich ist[2]. Die Ökologie der *Tubificiden* balanciert deshalb zwischen Nahrungsreichtum und O_2-Mangel einerseits und Nahrungsarmut und O_2-Reichtum andrerseits. Es ist selbstverständlich, dass Organismen, die in ökologischer

[1] Dagegen ist es nicht meine Meinung durch diese kurze Auseinanderlegung den Saprobienbegriff zu analysieren. Betr. diese Frage kann ich nur auf einige in der Litteraturverzeichnis erwähnten Verfasser hinweisen, z. B. Kolkwitz u. Marsson, Naumann, Thienemann, Fehlmann, Steinmann u. Surbeck, Nordquist.

[2] Ich sehe von den O_2-Anreicherungen ab, die in den mit assimilierenden Organismen stark bevölkerten Wasseransammlungen zufälligerweise auftreten und besonders durch Übersättigungen ihre labile Beschaffenheit prägen.

Hinsicht zwischen diesen Alternativen balancieren, äusserst empfindlich gegen Veränderungen des Mediums sein müssen. Diese Balance, die verschiedenartig sein muss in jedem chemisch oder physikalisch differenten Wasser, wie oligotrophen, eutrophen, heterotrophen und dystrophen Gewässern, Teichen, Seen, Flüssen, seichtem oder tiefem Wasser, ist das grosse Problem in den Anpassungen dieser Tiere; unter den verschiedensten Umständen und auf komplizierteste Art macht sie sich ungemein durchgreifend bemerkbar.

In diesem Zusammenhang will ich auch auf das hinweisen, was ich schon in der Einleitung berührt habe und in einer bald abgeschlossenen Untersuchung abhandeln werde, nämlich dass die *Tubificiden* nicht nur als »Abwasserdominanten» (Steinmann und Surbeck, 1918) einen bestimmten Reinheitsgrad des Wassers bezeichnen, sondern dass sie auch ein sehr wichtiges Bindeglied in der Produktionsmechanik bilden, die durch besondere Korrelationen zwischen den Schlammablagerungen und dem zugehörigen Wassertyp bestimmt ist.

Lauterborn's sogenannte "sapropelische Lebewelt".

Ich will diesen allgemeinen Teil mit der Aufklärung über eine wichtige Terminologiefrage beschliessen. Lauterborn (1901, 1908, 1913, 1915) benutzt in verschiedenen Publikationen den Begriff »*sapropelische Lebewelt*». Mittlerweile braucht auch Potonié (a 1908, b 1911, c 1912) in seiner neugeschaffenen limnogeologischen Nomenklatur einen Ausdruck »*Sapropel*», der dem schwedischen schon lange Zeit wissenschaftlich allgemein benutzten Terminus »*Gyttja*» entspricht, der im Gegensatz steht zu der Bezeichnung »*Dy*», welche Ablagerung Naumann (1921 c) »*Tyrfopel*» benennt. Einheitlich mit dieser limnogeologischen Nomenklatur musste Lauterborn's Ausdruck »sapropelische Lebewelt», eigentlich eine Tierwelt bedeuten, welche direkt in, oder in unmittelbarer Nähe dieser sapropelischen Ablagerungen lebt, also etwa eine »*Sapropelfauna*» oder »*Gyttja-Fauna*», im Gegensatz zu der »*Tyrfopelfauna*», die in Dy-böden existiert. In dieser Auffassung wird man durch die Äusserung Lauterborn's selbst bestärkt (1915, S. 400): »Die sapropelische Lebewelt umfasst, wie der Name sagt, die Tier- und Pflanzenwelt des faulenden organischen Schlammes am Grunde der Gewässer, des Süsswassers wie auch des Meeres».

Jedoch ist ein solches gegensätzliches Verhältnis von Lauterborn nie in Betracht gezogen worden, was daraus hervorgeht, dass er bei der systematischen Beschreibung dieser »sapropelischen Lebewelt» weder die *Tubificiden* noch die *Chironomiden*-Larven noch eine Reihe andrer Typen aufzählt, *sondern im Gegenteil ihr Fehlen betont.* (1915, S. 462). Dass er ein anderes, gegensätzliches Verhältnis in Betracht zieht, geht aus einer andern Äusserung hervor. (Lauterborn 1913, S. 866). »Zu den typischen Saprozoen zählen neben den — — sapropelischen Formen von *Protozoen* noch — — *Oligochaeten*, wie *Tubifex*, *Limnodrilus*, — Fliegenlarven der Gattungen

Eristalis, *Ptychoptera*, *Psychoda*[1], sowie zahlreiche Vertreter der Familie der *Chironomiden* (*Tendipediden*)».

Lauterborn hat selbst die Inkongruenz eingesehen, die zwischen seiner Terminologie und der von Potonié geschaffenen limnogeologischen herrscht, und hebt das hervor, indem er sagt (1915, S. 398): »Potonié, der meine Arbeit nicht gekannt zu haben scheint, fasst den Begriff des »Sapropels» weiter als ich denjenigen der eigentlichen sapropelischen Lebewelt». Um einigermaassen erklären zu können, was Lauterborn als »Sapropel» respekt. »sapropelische Lebewelt» angesehen hat, sehe ich mich genötigt, aus der von Potonié nicht genügend beachteten Lauterbornschen Abhandlung (1901) folgendes lange Citat anzuführen: »In jenen kleinen, meist stark mit Schilfrohr bewachsenen Teichen und Tümpeln, deren Spiegel eine grünende Decke von Wasserlinsen (*Lemna*) überzieht und deren Wasser von *Ceratophyllum*-Büschen und *Lemna trisulca* durchwuchert ist, finden wir den Boden meist von einer oft sehr mächtigen lockeren Schlammschicht bedeckt, die sich fast völlig aus faulenden Pflanzenresten (besonders abgestorbenen, gebleichten *Lemna*-Pflänzchen) zusammensetzt. Die Oberfläche dieses Schlammes bekleiden blau- oder gelbgrüne Rasen von *Oscillarien* (besonders *O. limosa* und *O. chlorina*), welche oft auch die Wasserpflanzen in schlüpfrigen Massen umspinnen. Nach unten zu nimmt der Schlamm eine tintenschwarze Färbung an und entwickelt einen sehr starken Geruch nach H_2S.»[2].

Dieses Citat ist die von Potonié nicht genügend beachtete Definition Lauterborn's von »Sapropel». Wir haben in dieser Definition den genauen Unterschied zu sehen zwischen »Sapropel», so wie er nach Lauterborn's Auffassung beschaffen ist, und den übrigen Ablagerungen, die ohne Zweifel auch zu den sapropelischen Typen gehören. Und gerade durch diese Definition hat Lauterborn einen Grund geschaffen für die scharfe und konzise Unterscheidung zwischen einerseits den »typischen Saprozoen», die zu rechnen sind unter die »sapropelische Lebewelt», welche in dem »faulenden organischen Schlamm am Grunde der Gewässer» lebt, und andrerseits den übrigen »typischen Saprozoen», z. B. den *Tubificiden*, die gar nicht zu dieser »sapropelischen Lebewelt» gerechnet werden sollten. In welcher Hinsicht der Schlamm, in dem die *Tubificiden*, *Chironomiden*-Larven etc. leben, sich von dem verwesenden, organischen Schlamm unterscheidet, in welchem sich die »sapropelische Lebewelt» aufhält, darüber gibt uns Lauterborn ganz einfach überhaupt keine Erklärung.

Diese ganze Begriffsverwirrung rührt einfach daher, dass Lauterborn seine äusserst unklare Terminologie, deren Termen er gar nicht ordentlich definiert, der limnogeologisch eingebürgerten gegenüber aufrechtzuhalten sucht. Um diese ganze Unklarheit zu vermeiden, ist es am besten, den Begriff »sapropelische Lebe-

[1] *Ptychoptera* und *Psychoda* gehören zu *Nematocera*, und nicht zu den Fliegengattungen!

[2] Also ziemlich genau der vorher erwähnte Wassertyp, dessen allmähliches Entstehen die Ursache war, dass die *Tubificiden*-Fauna im Spätsommer verschwand (S. 10.).

welt» abzutun und statt dessen den Begriff »*Sapropelfauna*»[1] zu brauchen, der mit der Terminologie der Limnogeologen übereinstimmt. Danach steht der Ausdruck »Sapropelfauna» (oder »Gyttjafauna») im Gegensatz zu dem Ausdruck »*Tyrfopelfauna*» (oder »Dyfauna»).

Übrigens kann, wie wir schon gesehen haben, die Fauna in ein und derselben Schlammablagerung verschiedenen ökologischen Gebieten angehören, abhängig von dem Niveau in vertikaler Richtung; denn wir haben ja gefunden, dass andre ökologische Bedingungen existieren müssen für Tiere, die an der Schlammoberfläche und in unmittelbarem Kontakt mit dem Wasser leben, als für Organismen, die ganz im Schlamm eingeschlossen leben. Die vorherige α-mesosaprobe Organismengruppe will ich in den Terminus die »*episapropelische*» (= »*oberflächensapropelische*») Fauna zusammenfassen, worauf die *Tubificiden* und *Chironomiden*-Larven, die die wichtigsten Konstituenten dieser Fauna bilden, zurückzuführen sind. Doch bleibt die Frage offen, ob wenigstens einige, höhere Organismen, die den entgegengesetzten Typ, also eine »*endosapropelische*» (= »*innensapropelische*») Fauna darstellen, dauernd ganz eingeschlossen in dem Sapropel leben[2].

II. Das Milieu der Tubificiden in ökologischer Beziehung.

Die respiratorischen Eigenschaften des Milieus der Tubificiden.

Nachdem ich über die Ökologie der *Tubificiden* mehr allgemein berichtet habe, will ich zu einer spezielleren Behandlung des Gebietes übergehen. Meine Untersuchung geht in erster Linie darauf aus, die Respiration der *Tubificiden* und damit zusammenhängende Probleme klarzulegen. Auf Grund dessen, was ich weiterhin des öfteren betonen werde, steht die Respiration dieser Tiere im engsten Zusammenhang mit ihrer ganzen Ökologie. Jedoch stösst man bei einer Untersuchung derselben auf ziemlich schwierige Verhältnisse, da die Tiere zum grossen Teil in die oberste Schicht des Schlammes eingebohrt leben, und nur einen geringen Teil des Körpers über den Schlamm hinausgestreckt haben. Die *Tubificiden* sind deshalb als Tiere zu bezeichnen, die in zwei Medien leben. Da ich nun die Respiration vor allem von ökologischen Gesichtspunkten aus untersuchen wollte, konnte ich nicht wie Pause (1919) oder Bounhiol (1902) mein Untersuchungsobjekt von dem Schlamm,

---

[1] Pause (1919) benutzt auch denselben Begriff »Sapropelfauna», jedoch ohne diese zu definieren und augenscheinlich ohne sich ganz klar zu sein über den Doppelsinn in der Lauterborn-schen Terminologie; denn er sagt (Pause l. c. S. 353): »Die Larve von *Chironomus gregarius* gehört zu den typischen Vertretern der Sapropelfauna. Mit ihr zusammen findet man stets *Tubifex*» etc. Nun hat ja Lauterborn die Abwesenheit dieser Formen betont!

[2] Diese letzten Begriffe stimmen in keiner Weise mit den beiden ökologischen Bodenfaunagruppen überein, die Petersen (1913) nach ganz andern Gesichtspunkten für marine Verhältnisse aufstellte, nämlich der *Paafauna* und *Ifauna*.

in dem es unter natürlichen Verhältnissen eingebohrt sitzt, isolieren. Meine Untersuchung musste also ausgehen von einer Behandlung jedes einzelnen der beiden Medien. Erst dann war es möglich, ihr Zusammenwirken in respiratorischer Beziehung zu untersuchen.

Der O_2-Gehalt des Schlammes.

Bei Lösung dieser Frage ist es am besten auszugehen von dem, was man in erwähnter Hinsicht über den nicht allzu stark durchfeuchteten Boden weiss. Dieser ist immer mehr oder weniger locker. Hierzu tragen in nicht geringem Grade die den *Tubificiden* verwandten *Lumbriciden* bei, die durch ihre bekannte Wirksamkeit die Durchlüftung der Erde in hohem Maasse erleichtern. Hensen (1877) fand, dass sie vertikal verlaufende Gänge 3, 4 sogar 6 m. tief in die Erde bohren. Durch diese Wirksamkeit der Regenwürmer wird die Erde noch mehr der atmosphärischen Einwirkung ausgesetzt. Von allergrösster Bedeutung ist hier das Regenwasser; es ist in hohem Maasse O_2-gesättigt und sickert, wenn es auf eine ausgetrocknete Erdoberfläche trifft, in die Höhlungen ein. Es ist offenbar, dass auf diese Weise bedeutende Quantitäten von O_2 der Erde zugeführt werden und den darin lebenden Organismen zugute kommen. Wenn nun die Bodenfeuchtigkeit einsickert oder durch das Wurzelsystem der Pflanzen aufgezogen wird, muss hierdurch die atmosphärische Luft mit ihrem bedeutenden O_2-Gehalt so zu sagen in den Boden gepumpt werden, und die respiratorischen Verhältnisse in diesem Medium weiterhin verbessern. Dass der O_2-Gehalt der Bodenluft sehr hoch ist, geht aus den Untersuchungen von Pettenkofer (1871, 1873) hervor. Im Dresdner botanischen Garten enthielt sie eine O_2-Konzentration, welche auf 6 m. Tiefe zwischen 16,7—13,6 %, auf 4 m. Tiefe zwischen 17,3—15,6 % und auf 2 m. Tiefe zwischen 19,7—16,2 % fluktuierte. Aber ehe die hohe O_2-Konzentration von einiger Bedeutung für eine obligat aërobiontische Fauna werden kann, ist es notwendig, dass grössere Mengen solcher Luft zur Verfügung stehen. Dies ist auch wirklich der Fall. »Man kann sich aber mit dem eignen Mund leicht überzeugen, dass durch eine Röhre, welche die Luft 14 Fuss unter der Oberfläche aus dem Boden hervorholt, ganz mit derselben Leichtigkeit zu saugen ist, als wenn ein ebenso weites und langes Bleirohr in der freien Luft liegt.» (Pettenkofer 1871.)

Aber, wenn der Boden von einer Wasserschicht durchtränkt und überdeckt wird, werden seine O_2-Verhältnisse ganz anders, wie schon aus den Untersuchungen von Hesselman (1910) hervorgeht. Nun ist die atmosphärische Luft mit ihrem grossen O_2-Gehalt definitiv ausgeschlossen und statt dessen kommt nur ein Gasaustausch zwischen dem Boden und der nächsten Wasserschicht in Frage. Wasser im Gleichgewicht mit einer reinen O_2-Atmosphäre vermag bei + 10° C und 760 mm. Hg. 5 vol. % O_2 zu lösen. Da die Luft nur 21 % O_2 enthält und eine Flüssigkeit, in Berührung mit einer Gasmischung, aus dieser von jeder Gasart nur eine Menge ab-

sorbiert, die dem Partialdruck der infragekommenden Gasart entspricht, so enthält natürliches Wasser unter gewöhnlichen Umständen nur höchstens 1 % O_2. Manchmal kann jedoch der O_2-Gehalt des Wassers beträchtlich höher sein, auf Grund der O_2-Produktion der assimilierenden Pflanzen, aber meistens liegt der O_2-Gehalt bedeutend unter dem oben theoretisch berechneten, wegen der ständig im Wasser vorsichgehenden Oxydationsprozesse. Indessen sind meistens die untersten Wasserschichten eines Beckens sehr O_2-arm, wie die Untersuchungen Jacobsen's (1873) und Thienemann's (1920 a) gezeigt haben. Demnach steht in letzterem Fall der O_2-Gehalt der Bodenablagerung im Verhältnis zu einem relativ O_2-armen Medium, was nicht der Fall ist bei der trockenen Erde.

Wir ersehen aus der Beschreibung über die Durchlüftung des trocknen Bodens, wie dieser durch seine poröse Struktur begünstigt wird. Nun ist allerdings der Schlamm im höchsten Grade unterminiert durch die *Tubificiden*-Gänge, die jedoch mit Wasser gefüllt sind. Sie können deshalb niemals dieselbe Bedeutung erlangen, wie das luftgefüllte Porensystem in trockner Erde. In diesem letzteren findet direkt ein Transport von Luft statt, während im Schlamm nur die Diffusion in Frage kommen kann, einerlei ob dieser porös ist oder nicht. Eine Durchfiltrierung von Wasser kommt im allgemeinen nicht in Frage, infolge der unterlagernden Lehmschichten, und im übrigen werden die Gänge durch die Wirksamkeit der Fauna verstopft. Wie aus den Untersuchungen von Hoppe-Seyler (1894) u. Hüfner (1897) hervorgeht, vermag die O_2-Diffusion an und für sich wenig. Im freien Wasser wird der Sache aufgeholfen durch Wasserströmungen, die durch Wind und Temperaturwechsel verursacht werden. Im Schlamm sind diese Faktoren ausgeschlossen. Seine O_2-Konzentration ist deshalb davon abhängig, wie viel die Diffusion ausrichten kann. Um den Effekt bestimmen zu können, den die O_2-Diffusion in einem System von Schlamm-Wasser für den Transport von O_2 hinunter in den Schlamm hat, müssen wir die Chemie des Schlammes berücksichtigen. Hierin finden ständige und lebhafte Reduktionsprozesse statt infolge einer äusserst reichen physiologisch und ökologisch eigenartig gestalteten Welt von Mikroorganismen, die fakultativ oder obligat anaërob ist. Dass die chemischen Zersetzungen im Bodenschlamm besonders lebhabt sein müssen beruht darauf, dass dieser eine Akkumulation von leicht agilen *organischen* Stoffe des Wassers darstellt. Es ist klar, dass der O_2 der in den Schlamm hineindiffundiert sehr schnell verschwinden muss, in erster Linie durch physiologische Prozesse seitens der Organismen, in zweiter Linie durch chemische Prozesse ohne Mitwirkung dieser Organismen. Bei diesen werden die reichlich vorkommenden reducierenden Substanzen, welche bei dem bakteriellen anaëroben Stoffwechsel frei werden, H_2S, H_3N Kohlenwasserstoffe u. s. w. oxydiert. »Die reducierende Wirkung von Sapropel ist die Ursache, dass sich eiserne Gegenstände (Anker, Ketten) in Schlammen mit hinreichendem Sapropel-Gehalt ohne zu rosten halten und den Rost sogar verlieren. Verrostetes Eisenblech, das ich in Sapropel tat, war durch Reduktion nach einigen Wochen blank geworden». (Potonié, a 1908,

S. 15). Dies ist das einzige, richtige Experiment auf den O_2-Gehalt des Schlammes, welches mir zur Kenntnis gekommen ist.

Ich habe über dieselbe Sache selbst besondere Experimente gemacht, wovon die wichtigsten nach Fig. 2 angeordnet waren. Ich füllte einen Zylinder mit Wasser, analysiert in bezug auf O_2- und C_2O-Gehalt[1], und überband ihn mit weitmaschigem Stramin. Dieser Zylinder A wurde in einen grösseren Zylinder B gesetzt, der dann so hoch mit Schlamm gefüllt wurde, dass dieser ein höchstens 3 cm. dickes Lager auf dem Stramin bildete. Darauf wurde das Ganze unter einen Wasserhahn C gesetzt und ein sanfter Wasserstrom (c:a 1,5 l. pr. Stde) zirkulierte über die Schlammoberfläche in den grösseren äusseren Zylinder. Damit dies Spülwasser in so nahen Kontakt wie möglich mit der bedeckenden Schlammschicht kommen möchte, führte ich das Spülwasser vom Wasserhahnen durch eine Glasröhre die nur 2 cm. oberhalb der Schlammoberfläche mündete. Im inneren Zylinder und im Spülwasser wurde ein Thermometer eingesetzt, aber eine konstante Temperaturveränderung, die in eine bestimmte Richtung wies, war nicht vorhanden. Die Temperatur schwankte zwischen +19—+20° C.

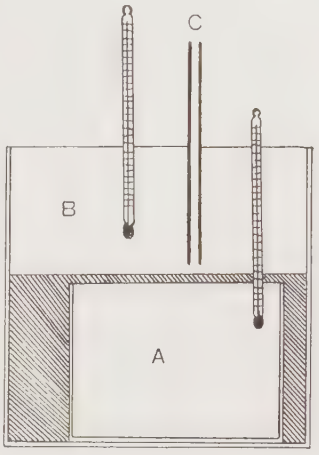

Fig. 2.
Figurerklärung im Text.

Nachdem das Experiment 6 Tage (144 Stunden) ununterbrochen unter Wasserspülung gestanden hatte, wurde es unterbrochen und das Wasser analysiert. Das Resultat ist in untenstehender Tabelle angegeben:

	O_2 in cm.³ pr l.	CO_2 in cm.³ pr l.	H_2S
Beim Beginn des Experimentes	5,4	2,5	nicht vorhanden;
Beim Schluss des Experimentes	0	28,4[2]	in grosser Menge.

Während der 6 Tage hatte O_2-reiches Wasser, welches von derselben Qualität war, wie das Wasser im inneren Zylinder am Anfang des Experimentes, ununterbrochen in unmittelbarer Nähe über der Schlammoberfläche zirkuliert, und ich kann ruhig behaupten, dass die Bedingungen für eine O_2-Diffusion unten im Schlamm so günstig waren, dass sie in der Natur sicherlich als supraoptimal zu bezeichnen wären. Trotzdem verschwand der im Wasser des inneren Zylinders gelöste O_2 vollständig. Daraus ist ohne weiteres zu folgern, dass dem Schlamm mindestens auf 3 cm. Tiefe jede Spur von O_2 fehlt. Aber in dem Wasser des inneren Zylinders hatten sich ausserdem reduzierende Stoffe in grosser Menge angesammelt. Es ist demnach in chemischer Beziehung als noch schlechter zu bezeichnen, als es

[1] Bei der O_2-Analyse benutzte ich die Winklersche Methode, und bei der CO_2-Analyse titrierte ich die freie CO_2 mit 0,1-normaler Na_2CO_3-Lösung und Phenolphtaleïn, als Indikator. Betr. dieser Analysenmethoden, s. Knauthe (1907), Ohlmüller-Spitta (1910) und Emmerling (1914).

[2] Der CO_2-Gehalt, den ich in cm.³ pr. l. anführe, ist in diesem Fall nicht korrekt analysiert, weil H_2S (eine Säure!) gleichzeitig vorhanden war.

der Wert der O_2-Analyse (= 0 cm.^{3} O_2 pr. l.) angibt. Nun könnte man allerdings den Vorwand gegen die Experimentsanordnung machen, dass der Stramin Sitz für eine anaërobe Vergärung der Cellulose im Stramin selbst gewesen wäre. Darum habe ich später Kontrollexperimente nach eben angeführter Technik gemacht, aber anstatt Stramin benutzte ich weitmaschiges Tuch aus Pferdehaar. Das Resultat war auch in diesem Fall dasselbe.

Wir können bzgl. aller dieser Verhältnisse den Schluss ziehen, dass die O_2-Zehrungsprozesse im Schlamm offenbar schon sehr nahe der Schlammoberfläche beginnen. Ich habe, auch wenn in den vorigen Experimenten die benutzte Schlammschicht nur 10 bis 12 mm. dick (mit dünneren Schichten habe ich nicht gearbeitet!) war, einen vollständigen O_2-Schwund nach ziemlich kurzer Zeit (4 Tage; O_2-reiches Wasserleitungswasser im Innen- und Aussengefäss) konstatiert, auch in dem Fall, wenn der Schlamm als sehr mager zu bezeichnen war. Darum will ich den Schluss ziehen, dass unter gewöhnlichen Verhältnissen normaler Schlamm, der nicht allzu mager ist, sondern noch seine organische Beschaffenheit bewahrt hat, schon unter der allerobersten, oft noch nicht mm-dicken, Grenzzone völlig O_2 entbehrt. Gerade diese Schicht, welche als O_2-Sperre dient, wird oft durch ihre braune oder hellgraue Farbe markiert, zum Unterschied von dem unteren Lager, das mehr oder weniger dunkelgefärbt ist von Schwefeleisenverbindungen. Die Voraussetzung zur Bildung dieser Verbindungen liegt gerade darin, dass der Gehalt des Schlammes an reduzierenden Stoffen als O_2-Sperre wirkt (Naumann 1918). In dieser oberflächlichen Schicht haben wir eine eigentümliche Welt von Mikroorganismen zu suchen, besonders charakterisiert durch die *Beggiatoen, Purpurbakterien* und andere Organismen, welche bezeichnend sind für die Kontaktzone zwischen dem H_2S-charakterisierten und dem O_2-charakterisierten Gebiet (Omeliansky 1907), und ich möchte sagen eine notwendige *Bedingung* für diese Zonation bilden. Denn bei Vergiftungen, z. B. bei Zusatz von Konservierungsmitteln, hört die O_2-Zehrung ganz auf zu wirken[1]; darum ist es klar, dass, wie schon erwähnt, die Mikroorganismen und nicht anorganischen Prozessen hierbei die Hauptwirkung haben. Es ist auch hier angebracht darauf hinzuweisen, dass trotz all dieser Zersetzungen H_2S *als Destruktionsprodukt* nicht oder wenigstens selten unter natürlichen Bedingungen früher zu konstatieren ist, als nach völligem O_2-Schwund (in meinen Experimenten auch nicht mit dem so überaus empfindlichen Caroschen Reagenz (Ohlmüller-Spitta 1910). Darum müssen die Organismen, die H_2S oxydieren, ein nicht nur interessantes, sondern ein notwendiges und immer vorhandenes Glied bei den Zersetzungen in der Natur sein. Tatsächlich erhält sich käufliche H_2S, die spurweise O_2-gesättigtem, destilliertem Wasser zugesetzt wird, auch bei Licht noch tagelang bis mehrere Wochen. Auch betr. H_3N habe ich gefunden, dass eine grössere Akkummulation nur unter anaëroben Bedingungen eine normale Erscheinung ist.

[1] Zu bemerken ist die Aufhellung, der der Schlamm unterliegt nach Zusatz von Konservierungsmitteln, welche wenigstens teilweise darauf beruht, dass *nun* O_2 hineindiffundieren und oxydieren kann.

Wir haben also gefunden, dass der Schlamm O_2-arm sein muss 1) teils auf Grund des geringen Vermögens des übergeschichteten Wassers, atmosphärischen O_2 zu lösen, 2) auf Grund des besonders erschwerten O_2-Transportes, der hier nur durch Diffusion erfolgen kann, und schliesslich 3), weil diese O_2-Diffusion sich überhaupt nicht geltend machen kann, infolge der schnellen O_2-Zehrung des Schlammes. Die Punkte 1) und 2) würden allein nicht ausreichen, den gänzlichen O_2-Mangel des Schlammes zu erklären. Auch wenn der Ausgleich langsam vor sich ginge, so müsste er doch einmal zustande kommen, und der Schlamm würde schliesslich dieselbe O_2-Konzentration bekommen wie das Wasser. Wir müssen deshalb schon von Anfang an das Dasein einer entgegenwirkenden Kraft annehmen, und deren Vorhandensein haben wir durch das eben besprochene Experiment bewiesen. Diese aktiv entgegenwirkende Kraft ist eben die in Punkt 3) beschriebene lebhafte O_2-Zehrung, die dem Schlamm eigen ist. Wir sind in dem eben beschriebenen Experiment auf diese Eigenschaft gestossen und werden sie immer wieder unter den verschiedensten Bedingungen antreffen. *Der Schlamm kann deshalb nicht das respiratorische Medium der Tubificiden sein.* Von Interesse ist, dass Hesselmann (1910), der in versumpftem Boden einen vollständigen O_2-Schwund gefunden hat, darauf das schlechte Wachstum der versumpften Wälder zurückführt.

Die O_2-Verhältnisse des respiratorischen Mediums.

Wie schon vorher betont, sind die *Tubificiden* als Tiere zu betrachten, welche in zwei Medien leben. Wie wir gefunden haben, ist der Schlamm vollständig O_2-frei, ausserdem hat er schon auf geringer Tiefe einen bedeutenden Gehalt an reduzierenden Substanzen. Er ist deshalb in respiratorischer Beziehung noch negativer, als es schon der O_2-Mangel angibt. Mit Rücksicht darauf, dass die *Tubificiden* Detritusfresser sind, darf der Schlamm nur als nutritives Medium dieser Tiere betrachtet werden.

Das respiratorische Medium haben wir folglich in dem Wasser oberhalb des Schlammes zu suchen. Da der Schlamm O_2-frei ist, muss die O_2-Diffusion demnach immer hinunter gegen den Schlamm gerichtet sein. Daraus folgt, dass bei Vorhandensein von Schlamm die O_2-Verhältnisse des stillstehenden Wassers oberhalb äusserst labil sein müssen. Diese Labilität verursacht, dass die O_2-Konzentration in einem abgeschlossenen Volumen immer abnehmen muss. Diese Tatsache habe ich auch in meinen Experimenten immer bestätigt gefunden.

Ich werde über einige Fälle berichten. In jedem geschlossenen bis zum Rande mit Wasser gefüllten Gefäss, in welchem ausserdem noch eine geringe Menge Schlamm vorhanden ist, verschwindet in erstaunlich kurzer Zeit der vorhandene O_2 spurlos, wenn seine Konzentration im Anfang auch noch so hoch gewesen ist, und danach entsteht unter O_2-Mangel H_2S, H_3N u. s. w. Darauf ist immer Rücksicht zu nehmen. Dass die Diffusion ihre Richtung vom freien Wasser hinunter zum Schlamm nimmt, beweist das Analysenresultat von folgendem Experiment.

Ein Zylinder, 45 cm. hoch, wurde mit einer etwa 6 cm. dicken Schlammschicht und darüber mit Wasserleitungswasser, dessen Konzentration 7,6 cm³ O_2 pr. l. betrug, bis zum Rand gefüllt, worauf das Gefäss luftdicht verchlossen wurde. Nach Verlauf von 2 Tagen analysierte ich das Experiment und fand, dass die O_2-Probe, welche 6 cm. oberhalb der Schlammoberfläche entnommen war, eine Konzentration von 1 cm.³ O_2 pr. l. zeigte, während eine andere O_2-Probe, welche 13 cm.[1] unter der Wasseroberfläche entnommen war, 1,8 cm³ O_2 pr. l. erwies. Dieses Ergebnis des Experiments zeigt einerseits den bedeutenden O_2-Schwund an und für sich; denn die O_2-Konzentration war überhaupt sehr beträchtlich gesunken; andrerseits zeigt sie, dass die O_2-Menge in der Nähe des Schlammes geringer war; offenbar geht von hier der O_2-Zehrungsprozess aus.

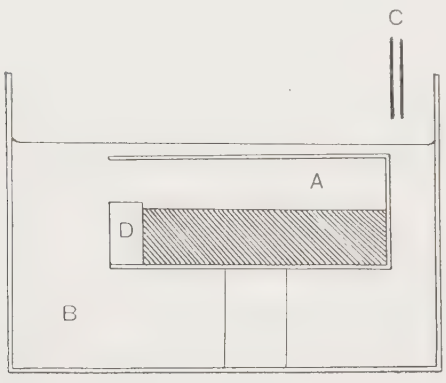

Fig. 3.
Figurerklärung im Text.

Auch wenn die Wasseroberfläche in direktem Kontakt mit der Atmosphäre steht, macht sich dasselbe Verhältnis geltend. In den entsprechenden Experimenten benutzte ich eine offene Kuvette (s. Fig. 3), welche mit der einen Kante in ein grösseres Aquarium gelegt wurde. Die Kuvette war bis zur Hälfte mit Schlamm gefüllt, den eine Korkplatte D an der Öffnung herauszufallen hinderte. In dem inneren Teil der Kuvette herrschte ein ausgesprochen asphyktischer Zustand, mit einer O_2-Spannung, welche, nach der Reagierungsart der Versuchstiere zu schliessen, nicht 0,06 cm.³ O_2 pr. l. überschritt. Gleichzeitig waren aussen an der Öffnung, wo von der nahen Wasseroberfläche aus O_2 hineindiffundieren konnte, ganz erträgliche Verhältnisse, wenigstens eine Zeit lang.

Diese Experimente zeigen im Kleinen, was ökologische Untersuchungen an Ort und Stelle im Grossen demonstrieren. Die Untersuchungen von Thienemann (1920 a) erweisen, dass es besonders in eutrophen Seetypen im Tiefenwasser unter passenden Temperaturbedingungen, welche Strömungen in vertikaler Richtung ausschliessen, einen stark ausgeprägten O_2-Mangel gibt und O_2 bisweilen ganz verschwinden kann.

Im Höftsee (19 m. tief) fand Thienemann (l. c.) (am 1. IX. 1916) in bezug auf den Sauerstoffgehalt folgende tabellarisch angeführten Werte:

Tiefe in m.	O_2-Gehalt in cm³. pr. l.
10	6,10
12	2,59
15	0,00

[1] Gemessen bzgl. der Höhe nach der ersten Probenahme. Die Niveaudifferenz der beiden Proben war cirk. 15 cm. Jedoch können solche Analysen niemals die Unterschiede genau wiedergeben, weil das Wasser bei der Probenahme immer in etwa untermischt wird.

und im Kellersee (27,5 m. tief) ein anderes deutliches Beispiel (am 16. VIII. 1916.)

Tiefe in m.	O_2-Gehalt in cm^3. pr. l.
5	7,41
10	3,99
15	2,62
18	0,10

Es ist demnach klar, dass wir ausser einem grösseren oder geringeren O_2-Mangel in der Nähe der Schlammoberfläche auch mit *einer Schichtung* des Wassers in respiratorischer Hinsicht zu rechnen haben, eine Tatsache, die von grösster Bedeutung ist bei der Beurteilung der respiratorischen Reaktionen der *Tubificiden.*

Diese und folgende Tatsachen in diesem Kapitel sind in der Tat die notwendige Konsequenz des Umstandes, dass, wie wir schon festgestellt haben, der Schlamm, ökologisch gesehen, immer in hohem Grade saprobisch ist, und zwar im allgemeinen polysaprob. Wir haben in dem O_2-Zehrungsphänomen Saprobisierungsprozesse zu sehen, die auch in vertikaler Richtung verlaufen. Damit stimmt überein, was Thienemann (1915, S. 30) festgestellt hat, nämlich dass »die eigentliche ursprüngliche Heimat der Saprobionten im allgemeinen der Grund unserer mässig tiefen Binnenseen ist».

Dabei kommen noch mit Rücksicht auf den O_2-Gehalt eigenartige Umstände hinzu. In den vorigen vom Höftsee und Kellersee hervorgehobenen Beispielen, haben wir es zu tun mit einem sehr O_2-armen Tiefenwasser und einer respiratorischen Schichtung im Grossen, also mit *einer respiratorischen »Makroschichtung»*. Bei dieser können wir unterscheidbare Differenzen in der O_2-Konzentration erst in grossen Abständen in vertikaler Richtung konstatieren. Nun ist jedoch diese »Makroschichtung» auch in den eutrophen Gewässern nur ein *extremer* Typ, der entweder nur in den tiefsten engen Löchern (cfr. Jonsson 1921, Tab. IV u. IV A, Tab. VI u. VI A) in den Gewässern oder ganz am Schlusse einer Stagnationsperiode vorhanden ist. In den gemässigteren Tiefen und damit auch über den grössten Teil des Seebodens, wenn nicht eigentümliche topographische Verhältnisse vorhanden sind, und zwar während des grössten Teils des Jahres haben wir normalerweise sehr O_2-reiches Tiefenwasser in der nächsten Nähe des Schlammes, somit eine Schichtung im Kleinen, *eine respiratorische »Mikroschichtung»*, wobei wir die unterscheidbaren O_2-Konzentrationsdifferenzen in minimalen Tiefenabständen ganz in der Nähe des Schlammes vorfinden. Ich glaube, dass in den eutrophen Gewässern in dem Tiefenwasser über den Bodenarealen oberhalb des Metalimnions (Theorie s. Richter, 1891; horizontaler Verlauf cfr. Birge u. Juday, 1911 S. 37, 1912 S. 551, 1920 S. 213), Mikroschichtung vorhanden ist, während unterhalb desselben die Verhältnisse mehr oder weniger stark ausgeprägte respiratorische Makroschichtung zeigen. In den typisch oligotrophen Seen dagegen ist überall und immer eine sehr ausgeprägte Mikroschichtung vorhanden.

Mit diesen neuen Gesichtspunkten meine ich, dass wir den wahren Verhältnissen näher gekommen sind. So ist es ja von vornherein klar, dass die Topographie des Seebodens ein wichtiges Moment darstellt, aber wie ist diese Frage zu lösen? Kurz könnte

man darauf antworten, dass durch Interferenzen zwischen der periodischen Wanderung des Metalimnions und der Topographie eine riesenhafte Menge von Spezialfällen eintreffen können, auch wenn wir von anderen wichtigen variablen Werten absehen.

Mit Rücksicht auf die vorher beschriebenen zeitlichen Veränderungen des Wassertyps, die Successionen (S. 10), können wir diese entweder als einen Übergang von Makroschichtung in Mikroschichtung und vice versa ansehen, wobei wir das Hauptgewicht darauf legen, dass diese Veränderungen von dem Schlamm ausgehen; oder aber diese Veränderungen treffen das Wasser als ein ganzes genommen. Letzteres ist der bisher allgemein anerkannte Gesichtspunkt.

Diese O_2-Zehrungsprozesse sind jedoch sehr kompliziert. Ich fand, dass das O_2-Verschwinden in einem geschlossenen Wasservolumen stark von der Art des gleichzeitig vorhandenen Schlammes abhängig ist. Ist dieser mit viel organischen, verfaulenden Stoffen gemischt, so geht die O_2-Zehrung sehr schnell vonstatten, während, wenn der Schlamm so zu sagen mager ist, die O_2-Zehrung länger dauert, auch wenn die äusseren Umstände dieselben sind. Diese im Anfang so einfachen und natürlich erscheinenden Tatsachen enthalten eine ganze Reihe variabler Werte. Hätten wir nur Bezug genommen auf die O_2-Diffusion vom Wasser in den Schlamm, so wäre die Sache unverständlich geworden. Der Schlamm absorbiert unter jeder Bedingung O_2 vollständig schon an der Oberfläche. Die O_2-Diffusion kann demnach nicht nennenswert beschleunigt werden durch eine grössere oder kleinere Absorptionsfähigkeit des Schlammes. Ausserdem haben ja Hoppe-Seyler (1894) und Hüfner (1897) gezeigt, dass die O_2-Diffusion sehr langsam ist, weshalb es eine Inkonsequenz wäre, bei einer Berechnung, die wesentlich auf die O_2-Diffusion gegründet ist, von einer schnellen O_2-Zehrung zu reden.

Wir haben früher gefunden, dass im Schlamm eine lebhafte Produktion von reduzierenden Substanzen vor sich geht, hauptsächlich durch anaërobe Prozesse. Diese müssen in einem stark zersetzungsfähigen Schlamm von wesentlich grösserem Wert sein, als in einem minder zersetzungsfähigen. Wir müssen eine Diffusion vom Schlamm ins Wasser gerade von solchen oxydablen Stoffen annehmen, welche zur Zehrung des elementaren O_2-s mit beitragen, und dieser variable Wert ist soweit verschiebbar, dass die hierauf beruhende Diffusion grösser oder kleiner wird, je nach der Qualität des Schlammes. Dass eine solche Diffusion stattfindet, ist nicht zu bestreiten. Wenn überhaupt vorhanden, so war H_2S in O_2-freiem Wasser in allen Teilen des Gefässes zu finden, ebenso H_3N; leider konnte ich H_2S und H_3N nur qualitativ prüfen, und auch das für H_3N nur in wenigen Fällen. Dass die Produktion von H_3N im allgemeinen an Erde und Schlamm gebunden ist, geht aus Späts (1911) Untersuchung hervor.

Aber auch dadurch dass wir eine Diffusion von unten aus aufwärts konstatiert haben, sind noch nicht alle vorhandenen Fragen vollständig erschöpft worden. Wir müssen auch eine Aufwärtswanderung der O_2-absorbierenden Organismen annehmen. Im allgemeinen sind diese gegen O_2-Überfluss empfindlich, dadurch dass ihre Anwesenheit wesentlich bedingt ist durch O_2-Mangel, da hierbei gerade die

Substanzen produziert werden, die durch die Einwirkung der Organismen oxydiert werden. Gerade bei dem O_2-Mangel, der demnach wesentlich acceleriert wird, steigen die Organismen aufwärts. Ich habe oft Gelegenheit gehabt zu sehen, wie die Purpurbakterien meistens zur Hochproduktion kommen, gerade wenn die O_2-Konzentration auf 0 heruntersinkt, und sich im ganzen Gefäss ausbreiten, wobei das Wasser eine stark rotviolette Färbung annimmt. In andern Fällen, wenn diese fehlen, wird das Wasser gelblich, und trübt sich gleichzeitig stark, nachdem es vorher klar gewesen ist; augenscheinlich liegt hier eine Hochproduktion von Mikroorganismen vor, die aufwärts gewandert sind. Diese aufwärts steigende Wanderung von O_2-zehrenden Mikroorganismen ist von Iegunow und Beijernick (Omeliansky l. c.) untersucht worden. Während die Purpurbakterien, nach diesen Untersuchungen, übereinstimmend mit dem, was ich gefunden habe, wandern, ohne differenzierte Farbstrukturen im Wasser zu bilden, haben die erwähnten Verfasser gefunden, wie gewisse farbstofflose Schwefelbakterien aufwärts wandern in Form einer Platte, die »*Bakterienplatte*» (Iegunow) oder das »*Bakterienniveau*» (Beijerinck). Ich brauche kaum erklären, in welch hohem Grad das Untersuchungsresultat der eben genannten Verfasser mit dem übereinstimmt, was ich über die Diffusionsverhältnisse zwichen Wasser und Schlamm annehme. Wenn sich oben im Wasser solche scharf differenzierte Zonen bilden können, so muss diese Zonation bezüglich der respiratorischen Bedingungen unter normalen Verhältnissen in der Grenzschicht zwischen Wasser und Schlamm weit schärfer ausgebildet sein [1].

Übrigens tritt die O_2-Zehrung besonders akut auf, wenn bei dem Experiment Holzklötze angewandt werden müssen. Haben diese einige Zeit im Wasser gelegen, so setzt sich darin eine Pilzflora fest, die verursacht, dass das Holz mit einem schlüpfrigen Schleimmantel umgeben wird. In diesem Fall verschwindet O_2 sehr schnell, und das Wasser bekommt einen starken schlechten Geruch. Ich kann nicht angeben, welche Produkte sich bilden, ausser dass die CO_2-Konzentration sehr viel schneller steigt als sonst. In diesem Zusammenhang will ich daran erinnern, dass Hesselman (1910) in Brunnen mit einem Stützgerüst aus Holz, welches ausserdem noch eine Bekleidung von Tannenzweigen hatte, einen absoluten O_2-Schwund gefunden hat.

In einem Experiment (s. Tab. V. S. 79) wurde gerade eine Holzscheibe angewandt, um die Experimentkulturen in umgekehrter Lage in der Kuvette, die 600 cm^3 umfasste, zu halten. Das Experiment dauerte 26 Stunden, währenddessen sich die Konzentrationsverhältnisse entsprechend untenstehender Tabelle veränderten:

	O_2 in $cm.^3$ pr. l.	CO_2 in $cm.^3$ pr. l.
Im Anfang d. Exper.	18,7	1,0
Nach 26 Stunden	0,08	17,1

Als Vergleich können die Zahlen von Tab. VI. (S. 83) dienen. In den Kuvetten, die Gefässe von gleicher Form und Grösse waren, befanden sich 4 Kulturen. Die

[1] In den Seen kommt noch dazu eine Acceleration der O_2-Zehrung besonders in den untern Schichten inf. des massenhaften Sinkens von Planktonleichen.

erste Kuvette stand beinahe 125 Stunden, währendderen sich die unten stehenden Veränderungen vollzogen:

	O_2 in cm.³ pr. l.	CO_2 in cm.³ pr. l.
Im Anfang d. Exper. ...	9,0	1,0
Nach 125 Stunden	0,06	7,0

Trotzdem die Initial-O_2-Konzentration in letzterem Fall nur die Hälfte war, so war doch eine mehrfach solange Zeit nötig, um sie zu ungefähr demselben Schlusswert zu reduzieren. Der Unterschied in der Zunahme der CO_2-Konzentration war sehr bedeutend. Die Temperatur war in beiden Experimenten gleich (+ 15° C).

Dies Kapitel hat bewiesen, dass wir den Schlamm und das darüber stehende Wasser ökologisch nicht als zwei ganz voneinander getrennte unabhängige Medien betrachten dürfen. Allerdings spielt der Schlamm selbst keine Rolle als respiratorisches Medium, aber seine Bedeutung für die Gestaltung der respiratorischen Bedingungen ist deshalb nicht geringer.

III. Die allgemeinen Züge der Anpassungen der Tubificiden an ihr Milieu.

Aktive respiratorische Anpassungen der höheren Konstituenten der episapropelischen Fauna.

Es ist festgestellt, dass der Ackerboden in ökologischer Beziehung von wesentlich andrer Beschaffenheit ist, betreffs der respiratorischen Verhältnisse, als der Schlamm, da er durchsetzt ist von Porositäten, gefüllt mit ziemlich O_2-reicher Luft. Die Folge davon ist, dass wir bei Tieren aus diesem Milieu, deren respiratorischer Bedarf nicht allzugross ist, weder speziell differenzierte respiratorische Apparate, noch besonders auffällige respiratorische Anpassungen antreffen. Bei den *Lumbriciden* arbeitet wahrscheinlich die ganze Körperoberfläche bei der Respiration mit, die hier eine Hautatmung ist (Konopacki 1907, S. 366).

Anders wird die Sache bei der episapropelischen Fauna. Mag der Bedarf an elementarem O_2 in noch so geringem Maasse, aber jedenfalls vorhanden sein, so muss eine Anpassung in der einen oder andern Richtung stattgefunden haben. Rechnet man speziell mit unserem Untersuchungsobjekt, den *Tubificiden,* so müssen diese also hierin wesentliche ökologische Eigenschaften zeigen, welche bei ihren Verwandten, den Regenwürmern, nicht zu finden sind.

Ein Ausweg aus den Schwierigkeiten in respiratorischer Hinsicht hätte bei den *Tubificiden* darin bestanden, dass sie an eine *anaërobe* Lebensweise angepasst wären. Wir könnten, wenn diese Problemstellung berechtigt wäre, gerade unter den höheren

sapropelischen Organismen Fälle erwarten, wo die anaërobe Anpassung als normale Lebensbedingung vorläge. So liegt die Sache gerade bei einer andern Tiergruppe, den *intestinalen Parasiten,* welche auch in einem O_2-freien Medium leben (Bunge 1883). Bei genauerer Untersuchung des Problems in dieser Form, werden wir jedoch seine Kompliziertheit entdecken; denn *die Anaërobiose als normale Lebensbedingung* muss bei den hierher gehörigen Organismen verbunden sein mit der Fähigkeit, *unter anaëroben Bedingungen Nahrung aufzunehmen* und zu digerieren, d. h. zu assimilieren, was gerade bei den Darmparasiten der Fall ist. Dadurch, dass die Fähigkeit ein O_2-freies Medium auszuhalten kombiniert ist mit der Fähigkeit zu assimilieren, ist gerade markiert, dass die *Anaërobiose andauernd* ist.

Indessen hören die *Tubificiden* (und auch *Lumbriculus*) unterhalb einer bestimmten O_2-Grenze (0,4 cm^3 O_2 pr. l.) nicht nur auf Nahrung aufzunehmen, sondern sie entleeren, trotz Einstellung der Nahrungsaufnahme, ausserdem den Darm seines vorher aufgenommenen Materials (s. S. 94). Dieser Umstand kann auf verschiedene Weise gedeutet werden. Ich meinerseits bin geneigt anzunehmen, dass hier eine exceptionell gesteigerte Darmatmung vorliegt (S. 102), also eine Darmatmungsdyspnoë. Für diese Annahme spricht unter anderem der Umstand, dass die Grenze der Nahrungsaufnahme auch bei andern Reaktionen der *Tubificiden* einen Übergang von Eupnoë in typische Dyspnoë bedeutet (s. S. 134).

Man könnte sich auch denken, dass der Apparat, durch den die Tiere Nahrung aufnehmen, irgendwie durch O_2-Mangel erlahmen könnte. Das kann jedoch kaum der Fall sein; denn die Tiere sind sonst auch bei totalem O_2-Mangel wenigstens anfänglich ziemlich beweglich. Und bei Einwirkung von andern Agenzien z. B. CO_2, welche unwillkürlich Lähmungserscheinungen bei den Tieren verursachen, wird der genannte Apparat keineswegs in erster Linie angegriffen.

Aber die Sache hat noch eine andre Seite. Wir können davon ausgehen, dass der Detritustransport und das Digerieren der aufgenommenen Schlammassen mit einem beträchtlichen Energieaufwand verbunden sein müssen. Wir haben nämlich damit zu rechnen, dass das Tier das aufgenommene Material wirklich digeriert, und dass in diesem Fall nicht gilt, was man angenommen hat in bezug auf die *Lumbriciden*, die, nach Darwin[1], sich förmlich durchfressen müssen, wenn sie in fester Erde fortkommen wollen. Die *Tubificiden* bewegen sich nämlich ungehindert im Schlamm, auch dann, wenn sie keinen Schlamm fressen und folglich auch keinen Detritus absetzen, mag dies nun zurückzuführen sein auf O_2-Mangel oder auf andere Ursachen. Es ist infolgedessen klar, dass der Schlamm ziemlich nahrungsarm sein muss, nach dem grossen Materialtransport der Tiere zu urteilen. Dazu kann man starken Zweifel hegen, wieweit der Schlamm ein in höherem Grade passendes Substrat bilden kann für eine anaërobe Stoffumsetzung, auf Grund seines Entstehens und der energischen Zersetzungsprozesse, welche mit Hilfe von anaëroben Mikroorganismen darin vor sich gehen. Für höhere Formen, welche hier erst in

[1] Formation of vegetable mould through the action of the worms. London 1881, citiert von Biedermann (1911, S. 556).

zweiter Linie in Betracht kommen, würde deshalb eine anaërobe Stoffumsetzung des Substrates möglicherweise einen Energieverlust und nicht einen Energiegewinn bedeuten.

Bei Untersuchungen an *Chironomiden*-Larven aus demselben Bereich wie die *Tubificiden*, habe ich gefunden, dass auch diese bei niedrigem O_2-Gehalt aufhören Nahrung aufzunehmen, wenn sie auch zum Unterschied von den letzteren unter diesen Umständen nicht ihren Darm entleeren. Es existiert also auch hier keine andauernde Anaërobiose.

Wir sind jedenfalls in der Untersuchung dahin gekommen als sicher anzunehmen, dass der Schlamm als respiratorisches Substrat nicht in Frage kommen kann, weder für die *Tubificiden* noch für die *Chironomiden*-Larven. Sowohl direkt aërobe Atmung wie eine mit Nahrungsaufnahme kombinierte Anaërobiose sind ausgechlossen. Notwendigerweise muss das Wasser über der Schlammoberfläche als respiratorisches Medium dienen, und auf dieses müssen die *Tubificiden* ihre respiratorischen Anpassungen richten. Wir haben bereits gezeigt, dass die Wasserschichten in respiratorischer Beziehung in enger Abhängigkeit vom Schlamm stehen; infolgedessen gibt der intime Zusammenhang zwischen diesen beiden Medien, dem nutritiven und dem respiratorischen, der aktiven respiratorischen Anpassung ihren Stempel. Was die weiteren Einzelheiten in den respiratorischen Mechanismen der *Tubificiden* betrifft, so bilden sie das Hauptproblem der weiteren Abhandlung.

Ähnlichen Anpassungen begegnen wir als allgemeiner Regel bei den höheren Konstituenten sowohl in der limnischen als der marinen episapropelischen Fauna. Die hierhergehörigen Formen leben in der Oberschicht des Schlammes, orientiert zwischen dem Schlamm, welcher meistens als nutritives Substrat dient, jedoch manchmal nur die Bedeutung einer Unterlage hat, und der Wasserschicht darüber, welche oft nur eine Rolle bei der Respiration spielt. Ich will in diesem Zusammenhang auf keine näheren Beschreibungen eingehen, sondern nur auf einige diesbezügliche oder analoge Fälle hinweisen (Lankester 1872—73, Eisig 1887, Bounhiol 1902, Wallengren 1905, 1914; Bohn 1904, 1906, Babák 1907 a, Baunacke 1912, 1913, Pause 1919). Zu betonen ist, dass zu diesem Faunagebiet auch eine sehr artreiche Grundfischfauna gehört, welche ebenfalls in bezug auf Physiologie und Anatomie der respiratorischen Mechanismen bestimmte Unterschiede zeigt im Vergleich mit den erranten pelagischen Fischformen. (Poluta 1865, Jolyet und Regnard 1877, Noè 1893, Babák 1907 b, Polimanti 1911).

Sogar in der Pflanzenwelt findet man auf diesem Gebiet sehr ausgeprägte Anpassungen. Die Mangroven bilden ja hierin das bekannte Beispiel, und bei genauerem Vergleich findet man sogar konvergente Übereinstimmungen mit der episapropelischen Fauna. Ich möchte annehmen, dass besonders interessante Verhältnisse ähnlicher Art beim Keimen vom Samen der Sumpfpflanzen vorhanden sind; hierbei hat man jedoch sein Interesse einseitig auf die Chorologie gerichtet (wie z. B. Ohlendorf 1907).

Bis jetzt haben wir weder unter Tieren noch Pflanzen des episapropelischen

Milieus höhere Formen gefunden, bei welchen als normale Lebensbedingung konstatiert wäre, dass sie unter anaëroben Bedingungen zu assimilieren (oder wenigstens Nahrung aufzunehmen) vermögen und sich auf diese Weise ihrem Milieu angepasst haben wie die Darmparasiten sich dem ihren. Es ist möglich, dass gewisse *Cyclops* hierbei eine Ausnahme bilden; denn diese trifft man oft unter Umständen, und zwar, wie ich gefunden habe, nur da massenhaft wo diese Tiere zweifellos niemals in Berührung mit wenigstens grösseren Mengen von freiem O_2 kommen (Huss 1913). Im übrigen will ich bei diesen dubiösen Formen hinweisen auf die *Corethra*-Larve, deren grosse Resistenz gegenüber O_2-Mangel von Frankenberg (1915) experimentell untersucht worden ist, wenn auch mit ungenügender Methodik. Diese Larve findet man unter natürlichen Bedingungen nur wenn O_2 sehr gering oder gar nicht vorhanden ist, und nur in letzterem Falle massenhaft (Thienemann 1920 a, S. 56). Wie ich auch selbst bei Untersuchungen an Ort und Stelle (Plön) gefunden habe, ist diese Anpassung der *Corethra*-Larve an schlechte respiratorische Bedingungen viel schärfer ausgeprägt als bei den *Tubificiden;* denn da, wo die *Corethra*-Larven am massenhaftesten vorhanden sind, sind die *Tubificiden* im allgemeinen nur vereinzelt oder gar nicht zu finden. Das Fehlen der *Corethra*-Larve da, wo O_2 in grösserer Menge vorhanden ist, beruht vielleicht darauf, dass sie hier der Vorfolgung von verschiedenen Fischen ausgesetzt ist, eine Erklärung die auch Juday (1908)[1] angibt. Wie ich nämlich von Aquarienbesitzern gehört habe, ist diese Larve eine von den Fischen im allgemeinen besonders begehrte Beute. Infolge dieser Eigentümlichkeit im Vorkommen bin ich überzeugt, dass die *Corethra*-Larve wirklich zu digerieren und assimilieren vermag auch bei völligem Fehlen von O_2, besonders weil ihr Beutetier die vorher erwähnte *Cyclops* ist. Ferner habe ich in Seen *Corethra*-Larven gefischt, deren Darm mit Nährflüssigkeit gefüllt war, dabei war O_2 in ganz winzigen Quantitäten vorhanden; denn das Wasser war ganz violett gefärbt von Purpurbakterien.

Alle diese Erscheinungen will ich als »*active respiratorische Anpassungen*» beschreiben. Dieser Ausdruck ist ausschliesslich von ökologischer Bedeutung, und ich habe bei seiner Anwendung keineswegs betreffs der Physiologie der Respiration in Betracht gezogen ob diese äussere oder innere Respiration sei. Mit irgendwelchen Kongruenzen hierbei haben wir nicht zu rechnen. Mit einer aktiven respiratorischen Anpassung meine ich eine solche, *die es dem Organismus ermöglicht, die lokalen respiratorischen Bedingungen direkt auszunutzen und sie zum Gebrauch geeignet zu machen.* Das kann realisiert werden durch eine *andauernde Anaërobiose*, geprägt durch die Assimilationsfähigkeit bei fehlendem O_2, oder auch dadurch, dass der Organismus sich von andrer Seite *Zugang von elementarem* O_2 verschafft. Einen Übergang zwischen diesen beiden aktiven Anpassungen gibt es nicht, vielleicht mit Ausnahme von gewissen *Cyclops* und der *Corethra*-Larve.

[1] Nach ihm wandert das Tier nachts in höhere Wasserlagen u. die Schwimmblasen dienen als respiratorische Luftspeicher. Nach Krogh (1911) dagegen sind die Blasen ein »hydrostatic mechanism»; laut Bardenfleth u. Ege (1915) ist die Seevarietät der *Corethra*-Larve eine wahre Bodenform.

Passive respiratorische Anpassungen der höheren Konstituenten der episapropelischen Fauna.

Ein Milieu von der eben beschriebenen labilen Beschaffenheit bietet augenscheinlich oft inframinimale respiratorische Bedingungen, und wir haben besondere Gründe, mit eigentümlichen Anpassungen ihnen gegenüber zu rechnen. Wir haben es zu tun mit einer sehr grossen Resistenz gegenüber O_2-Mangel, welche der episapropelischen Fauna eigen ist, eine bekannte Tatsache seit den Untersuchungen von Bunge (1888, 1890). Durch diese Anpassungen, welche im Gegensatz zu den eben beschriebenen als *passive respiratorische Anpassungen* bezeichnet werden müssen, *fügt sich das Tier elastisch in diejenigen Forderungen des Mediums, gegen die es sich durch den aktiven Mechanismus nicht wehren kann.* Diese Anpassungen, was die Respiration betrifft, sind nicht für ein Ausdauern auf unbegrenzte Zeit bestimmt, sondern sind als eine letzte Hilfe zu bezeichnen, durch welche die Tiere kürzer oder länger, zufällig oder periodisch eintretenden ungünstigen Einflüssen Widerstand leisten können. Als solche müssen eintretende inframinale O_2-Zustände bezeichnet werden, welche gerade deshalb inframinal genannt werden müssen, weil sie der Kapazität des aktiven respiratorischen Mechanismus nicht genügen. Hier muss der passive Mechanismus dazwischen treten. Dabei handelt es sich nicht darum, das Medium irgendwie auszunützen, sondern hier gilt es, die Eigenschaften desselben auszuhalten.

Ich werde also in diesem Kapitel den *Widerstand der Tiere gegen Asphyxie* behandeln, eine Eigenschaft, welche ich als eine solche passive respiratorische Anpassung bezeichne, eine *Notanaërobiose*, im Gegensatz zu der andauernden Anaërobiose, welche als eine aktive zu bezeichnen ist. Dagegen werde ich unter dieser Rubrik nicht die Reaktionen der Tiere auf Fehlen oder Vorhandensein von CO_2 behandeln, weil diese Gasart, nach dem, was ich weiterhin beweisen werde (S. 137 ff.), in keinem so direkten Verhältnis zu dem Respirationsmechanismus steht wie O_2. Wenn auch CO_2 bei der Respiration produziert wird, so will ich für meinen Teil wenigstens Anpassungen an Fluktuationen im CO_2-Gehalt nicht als respiratorische bezeichnen. Sie werden darum erst weiter unten behandelt werden, im Zusammenhang mit den passiven Anpassungen an autochtone und allochtone Gifte im Medium.

Was die *Tubificiden* anbetrifft, so ist ihre Fähigkeit O_2-Mangel auszuhalten ganz erstaunlich, wie aus dem Experiment, das ich jetzt beschreiben will, hervorgeht. Dieses war in zwei parallelen Serien angeordnet. Jede Serie bestand aus einem sogenannten »Grossexperiment», wobei eine grosse Anzahl Tiere (cirk. 200) in ein Gefäss von 600 cm.^{3} gebracht wurde, und 3 »Kleinexperimenten»; hierbei kamen in eine Präparatröhre, welche 40 cm.^{3} umfasste, nur 3 Tiere. Gefäss und Röhren wurden sorgfältig geschlossen, und in ein und dasselbe Aquarium gegeben, wo sie vollständig ins Wasser eingetaucht wurden, teils um Wasserabdunstung zu verhindern, was zur Folge gehabt hätte, dass Luftblasen eingezogen worden wären, teils um starken Temperaturwechsel zu verhindern. Die Temperatur schwankte zwischen

+ 15—+ 16° C. In beiden Serien waren die Tiere, nur *Tubifex*-Individuen, ohne Schlamm; übrigens verweise ich auf die hierhergehörige tabellarische Behandlung (Tab I). Dasselbe Resultat muss auch für *Limnodrilus* gelten, nach einer Reihe von übereinstimmenden Beobachtungen an dieser Gattung.

TABELLE I.

Beobachtungen:	Serie mit gutem Wasser:	Serie mit schlechtem Wasser [1]:
Analyse am Anfang der Serie am 26. IX. 1919, 1h nachm. O_2: cm.³ pr. l. CO_2: cm.³ pr. l. H_2S:	21. 1. Nicht vorhanden.	0. 14,6. Starker Geruch.
Am selben Tag 4h nachm.	Tiere ganz vital und lebhaft rot gefärbt wie gewöhnlich.	Tiere graugelbblass geworden aber ganz vital.
Am 27. IX.	Tiere wie vorher.	Tiere wie vorher.
Am 4. X.	Tiere wie vorher.	Erst jetzt deutliche Zeichen von Degeneration und verschiedene eingegangen im »Grossexperiment» wie auch in den »Kleinexperimenten». Die intakten Individuen gut beweglich.
Am 6. X.	Tiere wie vorher.	Die meisten Tiere noch am Leben und beweglich.
Am 9. X.	In einer Präparatröhre die Tiere gestorben, die übrigen wie vorher.	Im »Grossexperiment» die meisten Tiere gestorben, ebenso in einer Präparatröhre.
Am 14. X.	Tiere wie vorher.	Im »Grossexperiment» noch ein Teil der Tiere am Leben. Die Tiere in einer zweiten Präparatröhre gestorben.
Am 18. X.	Tiere wie vorher.	Im »Grossexperiment» nur 2 Individuen am Leben.
Am 21. X.	Tiere wie vorher.	Im »Grossexperiment» nur 1 Individuum am Leben. In den zugehörigen »Kleinexperimenten» alle Tiere tot.
Analyse am Schluss der Serie am selben Tag, 10h nachm. O_2: cm.³ pr. l. CO_2: cm.³ pr. l. H_2S:	2,5 [2]. 12,7. Kein Geruch.	0. 19,5. Intensiver Geruch.

[1] Dadurch entstanden, dass ausgekochtes Wasserleitungswasser in Berührung mit Schlamm gebracht wurde.

[2] Ich betone, dass diese Analysenziffern nur qualitativen Wert haben. Jede quantitative Berechnung ist ausgeschlossen wegen der bakteriellen Prozesse, welche natürlich stattfinden, sowohl in dem O_2-reichen Wasser, wie noch mehr unter anaëroben Bedingungen.

Wenn auch die verschiedenen Individuen in dem O_2-freien Wasser sich in hohem Grade voneinander unterschieden in bezug auf die Resistenz Asphyxie gegenüber, so ist doch jedenfalls ihre Fähigkeit, ohne O_2 zu existieren, überhaupt sehr gross. Ein Individuum vermochte vom 26. IX. — 21. X., beinah einen ganzen Monat, (also mehr als 600 Stunden) ohne irgendwelchen chemisch freien O_2 zu existieren, und jedenfalls hielten die Tiere mit Leichtigkeit Asphyxie während einer ganzen Woche [1] aus.

Dieses Vermögen gegen O_2-Mangel zu resistieren ist eine Tatsache von allergrösster ökologischer Bedeutung. Thienemann (1920 a) fand nach dem, was kürzlich (S. 20, 21) berichtet wurde, dass sowohl der Kellersee wie der Höftsee, welche beide bei der Beobachtung Tiefenwasser hatten, in dem O_2 beinahe oder vollständig fehlte, doch eine Bodenfauna haben, deren wichtigste Bestandteile rote *Chironomiden*-Larven von der *Plumosus*-Gruppe, *Oligochaeten, Corethra*-Larven und *Pisidien* waren. Ein solcher gänzlicher O_2-Schwund muss zeitweise jede reichentwickelte *Tubificiden*-Fauna bedrohen; wir haben ja gefunden, dass dieselbe zwischen Nahrungsreichtum und O_2-Mangel einerseits und Nahrungsarmut und O_2-Reichtum andrerseits zu balancieren hat.

Auch Wagner (1906, S. 303) hat Beobachtungen über die Resistenz der *Tubificiden* gegenüber O_2-Mangel gemacht, ist aber zu einem Resultat gekommen, das sich aus gewissen Gründen von dem unterscheidet, was ich soeben beschrieben haben. Wagner sagt: »Unterlässt man die Zufuhr frischen Wassers überhaupt, so ist die Existenz der betreffenden Würmer sehr rasch, oft schon nach Tagesfrist, gefährdet», und er beschreibt weiter, wie sie sich »in ausgestrecktem Zustand langsam im Gefäss umherbewegen, ohne noch auf äussere Störungen in gewohnter Frische zu reagieren; die ursprüngliche hohe Empfindlichkeit für Reize jeglicher Art nimmt zusehends weiter ab, die Bewegungen werden immer träger, und bald zeigen sich die ersten Spuren des beginnenden Absterbens darin, dass infolge Stockung der Blutcirkulation am Schwanzende zunächst dieses mehr und mehr verblasst, um schliesslich zu zerfallen» [2]. Allerdings hat Wagner hiermit nicht direkt O_2-Mangel als Ursache angegeben, aber dass er einen solchen angenommen hat, kann man aus dem oben citierten leicht verstehen.

Wie leicht zu ersehen ist, müssen diese zuletzt referierten Verhältnisse in wesentlichen Punkten in bestimmtem Gegensatz stehen zu dem, was ich in der Beschreibung über das vohergehende Experiment gesagt habe. Die Ursache dieser Divergenz ist jedoch experimentell festzustellen. Wagner hat ganz einfach viel zu kleine Gefässe zur Aufbewahrung seiner Tiere angewandt. Unter solchen Bedingungen habe ich nämlich genau dasselbe Degenerationsphänomen festgestellt. Ist das Gefäss dagegen gross genug, tritt die von Wagner beschriebene Selbstamputa-

[1] Aus einer Reihe von Gründen (s. S. 31) glaube ich, dass ihre Fähigkeit Asphyxie auszuhalten noch grösser ist, aber es kommen noch andre Umstände dazu, vor allem, dass die Experimentgefässe in der Tat zu klein waren.

[2] Beachte den Widerspruch in Wagner's Angaben, wenn er auch sagt, dass *Tubifex* nicht geeignet ist in frischem Wasser zu leben (s. S. 9. dieser Abh.).

tion oder distal ausgehende Degeneration nicht ein, sondern das Tier degeneriert in O_2-freiem Wasser auf eine ganz andere Weise seiner ganzen Länge nach auf einmal und dies erst nach langer Zeit. Hierbei ist es unmöglich, einen Unterschied zwischen Vorder- und Hinterkörper in bezug auf das Eintreten der Degeneration festzustellen. Ist dagegen das Gefäss nicht zu eng und das Wasser O_2-reich, so tritt bei Mangel an Ernährung *Inanition* ein und die Tiere verlieren an Grösse, wenn auch gar nicht in so auffallender Weise, wie man es in bezug auf Metazoen bei den *Turbellarien* beobachtet hat.

Die Ursache der amputierenden distalen Degeneration ist nur die, dass sich im Wasser eine Reihe Absonderungsprodukte sammeln, welche dann die Tiere vergiften. Dass man diese Erscheinung nicht verwechseln darf mit Erstickungprozessen, haben für andre Fälle Steinmann und Surbeck (1918 S. 373) und auch Pütter (1905) betont. Ich bin geneigt anzunehmen, dass nicht einmal meine vorhin berichteten Experimente, in denen ich die Resistenz der Tiere gegenüber O_2-Mangel untersuchte, in dieser Beziehung ganz absolut sind. Die Tiere hätten wahrscheinlich noch länger gelebt, wenn der Rauminhalt der Experimentgefässe grösser gewesen wäre. Dafür spricht der Umstand, dass Thienemann in den vorhererwähnten und auch in anderen Seen in einem O_2-freien Tiefenwasser *Oligochaeten, Chironomiden*-Larven u. s. w. fand. Dieser respiratorische Zustand dauert vielleicht mehrere Monate unter den Stagnationsperioden, um erst im Herbst und Frühling unterbrochen zu werden durch die vertikale Wasserzirkulation, welche im Zusammenhang mit den Temperaturveränderungen eintritt.

Auch tritt der amputierende Degenerationsprozess ein, wenn die Tiere ohne Schlamm in Flüssigkeiten gebracht werden, welche nicht unmittelbar tötend wirken, wie z. B. schwache Alkohollösung, ziemlich starke Lösungen von Metylenblau oder Neutralrot u. s. w. Was die Blutstockung betrifft, so ist diese eine ganz andre Erscheinung, welche kaum in direktem Zusammenhang mit der Degeneration steht; jedenfalls habe ich das nicht finden können. Offenbar hat Wagner seine Behauptung auf eine oberflächliche Beobachtung gestützt, die jedoch ihren objektiven Grund hat (S. 82).

Auch *Lumbriculus* ist äusserst widerstandsfähig gegen O_2-Mangel. In diesem Fall ist Bunge (1888) zu einem ganz falschen Resultat gekommen, wenn er auf Grund seines Experimentes behauptet, dass dieses Tier nicht länger als 24 Std. in einem O_2-armen Medium aushalten kann. Dagegen habe ich gefunden, dass *Lumbriculus* mit grösster Leichtigkeit bis zu 10 Tagen in völligem O_2-Mangel aushält, scheint also in dieser Beziehung noch widerstandsfähiger zu sein als *Tubifex*. Die Ursache für das abweichende Resultat Bunge's liegt darin, dass er als Sperrflüssigkeit gewöhnliches, nicht besonders gereinigtes *Quecksilber* anwandte; wenigstens hat er nicht notiert, dass es gereinigt war, was er im letzten Fall ganz sicher getan hätte. Dass solches Laboratoriumsquecksilber, welches meistens stark verunreinigt oder doch sehr verdächtig ist, eine ebenso starke »oligodynamische» Wirkung auf *Lumbriculus* und auch auf *Tubifex* ausübt, wie Kupferfeilspäne auf das letztere Tier (Locke 1895; Ringer

1894, 1895, 1898), habe ich auch festgestellt. Ich konstatierte durch viele parallel angeordnete Experimente, dass Tiere (in jedem Partialexperiment 3 Exemplare, in 50 cm.^{3} gewöhnlichem O_2-reichen, ziemlich CO_2-armen Wasserleitungswasser in flachen Petrischalen) viele Wochen unbeschädigt lebten, aber wenn auch nur 0,04—0,05 cm.^{3} Hg (gewöhnliches, filtriertes Laboratoriumsquecksilber) zugesetzt wurde, starben die Tiere schon nach 48 Stunden. Genau gereinigtes Quecksilber (*Hydrarg. viv. bidest. pro analyse* Merck, Darmstadt) übte dagegen keine Wirkung aus. Zu bemerken ist, dass auch das zugesetzte Wasser rein sein muss (nicht mit anaëroben Stoffwechselprodukten gemengt oder infolge freier CO_2 zu stark sauer reagierend); denn natürlich muss ein auch sehr reines Quecksilber davon angegriffen und in genügenden, wenn auch nur geringen Quantitäten gelöst werden. Darum sind auch die übrigen Experimente, die von Bunge gemacht wurden, nicht zuverlässig. Ich habe auch einige kleinere Experimente gemacht, welche jedoch bekräftigen, was Bunge in bezug auf die grosse Resistenz der *Hirudineen* gegenüber O_2-Mangel gefunden hat. Dabei kamen zur Anwendung *Glossosiphonia complanata* L., *Helobdella stagnalis* L., *Herpobdella atomaria* Carena und *Hæmopis sanguisuga* L. Alle diese Arten halten einen vollkommenen O_2-Mangel mit Leichtigkeit 4—5 Tage aus, sterben aber dann ab, wahrscheinlich infolge der vergiftenden Wirkung des Mediums, welches in diesen Experimenten aus faulendem Schlamm und Wasser bestand. Ich habe auch einige *Pisidium*-Arten untersucht und dabei gefunden, dass mehrere Formen, die ich jedoch nicht der Art nach bestimmt habe, O_2-Mangel während 3 Tagen auszuhalten vermochten. Doch ist anzunehmen, dass auch in diesem Falle gleichzeitig eine Überbelastung des Mediums mit giftigen Exkretionsprodukten sich auf eine Weise geltend machte, wie sie in der Natur nie eintrifft.

Zu den charakteristischen Tieren für die typische Form des sapropelischen Milieus gehören ausser den *Tubificiden* auch die *Chironomiden*-Larven, welche in mehreren Beziehungen von Pause (1919) untersucht worden sind. Er hat gefunden, dass bei den jüngsten Larvenstadien, welche durch Fehlen vom Haemoglobin ausgezeichnet sind, die Widerstandfähigkeit gegen O_2-Mangel sehr gering ist. Aber allmählich im Zusammenhang mit dem grösseren Haemoglobingehalt, steigert sich die Resistenz, und schliesslich können sie O_2-Mangel aushalten bis zu 54 Stunden. (Pause l. c., S. 445). Die vollentwickelten *Chironomiden*-Larven haben demnach eine ziemlich grosse Fähigkeit, O_2-Mangel auszuhalten, werden aber hierin noch weit von den *Tubificiden* übertroffen. Hier muss bemerkt werden, dass Thienemann, wie schon gesagt, diese beiden Typen zusammengefunden hat in Milieuen, welchen scheinbar längere Zeit, wenigstens monatelang vollständig O_2 fehlt. Es sind deshalb besondere Gründe vorhanden anzunehmen, dass die Zahlen Pause's zu niedrig sind. Ich habe auch einige Experimente mit diesen Formen gemacht und gefunden, dass Formen, die auf die *Chironomus*- und *Tanytarsus*-Gruppen (Thienemann 1908) zurückzuführen waren, oft, wie ausgewachsene Larven, mit Leichtigkeit völligen O_2-Mangel 70—80 Stunden hindurch aushielten. Dagegen sind die farblosen *Tanypus*-Larven in hohem Grade empfindlich und vertragen nur 12 Stunden O_2-Mangel, ein

Resultat, welches im grossen und ganzen mit dem, was Pause gefunden hat, übereinstimmt. Ich möchte annehmen, dass der Widerstand der *Chironomiden*-Larven noch höher ist, da sich auch in diesem Experiment eine Akkumulation von anaëroben Zersetzungsprodukten geltend machten. Jedoch ist es mit Rücksicht auf diese Experimente klar, dass die *Chironomiden*-Larven überhaupt bedeutend weniger widerstandsfähig sind gegen anaërobe Verhältnisse als die *Tubificiden*, was auch mit meinen Resultaten bei Untersuchungen an Ort und Stelle übereinstimmt; denn ich habe gefunden, dass, wenn auch nicht sehr scharf ausgeprägt, in den Tiefen der Seen die *Tubificiden* in einer grossen Individuenmenge noch in niedrigen Niveaus auftreten, wo grössere Mengen von *Chironomiden*-Larven (von *Plumosus*-Typus, der am meisten widerstandsfähig ist), nicht mehr zu finden sind.

Auch die Grundfischfauna zeigt extreme passive Anpassungen, wie aus den Untersuchungen von Poluta (1865), Noè (1893) und Polimanti (1911) hervorgeht. »Plus une espèce est sédentaire plus elle résiste à l'asphyxie dans l'air. Moins elle est sédentaire, moins elle offre de résistance à cette asphyxie» (Noè).

Dass die Pflanzen auf diesem Gebiet denselben Gesetzen unterworfen sind, ist klar. In dieser Hinsicht sind Kühne's Untersuchungen (1897, 1898) über die »vitale Bewegung» des Protoplasmas von Interesse. Während bei O_2-Mangel die Protoplasmabewegung in den Haarzellen der Antheren von *Tradescantia* ziemlich schnell aufhörte, fand er, dass in den Internodialzellen der *Characeen,* die in sehr O_2-armem Wasser zu finden sind, trotz völligen O_2-Mangels die Protoplasmabewegung 18 Tage anhalten konnte.

Als ein scharfer Gegensatz zu diesem grossen Widerstand bei der episapropelischen Fauna und Flora steht die in manchen Fällen ganz unerhört ausgeprägte Sensibilität bei Organismen aus andern Gebieten. So zum Beispiel sterben luftatmende Insekten fast sofort, wenn O_2 verschwindet (Schwartz 1908). Pelagische Fischformen sind ebenfalls äusserst empfindlich (Poluta l. c.). Betreffs der Pflanzen cfr. das schon oben angeführte.

Auch die *Lumbriciden* sind, wenn auch keineswegs so empfindlich wie die vorhin erwähnten Typen, so doch im Gegensatz zu ihren Verwandten, den *Tubificiden*, bedeutend weniger widerstandsfähig gegenüber O_2-Mangel (Konopacki 1907), ein Unterschied, welcher ohne Zweifel ökologisch erklärt werden kann.

Das ökologische Verhältnis zwischen den aërob-aktiven und den passiven respiratorischen Anpassungen.

Über das Verhältnis zwischen den aërob-aktiven und passiven respiratorischen Anpassungen ist nicht viel bekannt. Was es darüber an Litteratur gibt, scheint oft reiner Irrtum zu sein, auf Grund falscher Theorien und allzu mangelhafter Analyse. Es ist fortwährend zu konstatieren, dass man unterlassen hat zu unterscheiden zwischen der Form von aktiver respiratorischer Anpassung, welche dadurch gekennzeichnet wird, dass der aërobe respiratorische Mechanismus trotz sehr niedriger O_2-

Konzentration zu funktionieren vermag, und der passiven respiratorischen Anpassung oder Notanaërobiose bei inframinimalen O_2-Verhältnissen. Findet man, dass Organismen unter gewissen extremen natürlichen oder experimentellen Bedingungen zu leben *vermögen*, so ist man gleich geneigt anzunehmen, dass sie unter diesen Verhältnissen auch *konstant* leben können. Man hat nie festgestellt, wieweit nicht der Organismus nur für eine kürzere oder längere Zeit den konstatierten Bedingungen gegenüber Widerstand leistet; überhaupt spielt die Zeit hierbei die grösste Rolle, eine Sache, welche Gefahr läuft versäumt zu werden, nicht nur bei laboratoriumstechnischen Experimenten, welche stets einen akuten Charakter erhalten, sondern auch bei Studien an Ort und Stelle draussen in der Natur, da die Resistenz gegenüber periodisch eintretenden, langwierigen, inframinimalen O_2-Verhältnissen, wie wir bei den *Tubificiden* zu konstatieren Gelegenheit hatten, ausserordentlich ausgeprägt sein kann.

Was mehr als alles andre dazu führt unwillkürlich einen Zusammenhang zwischen den beiden Anpassungsmechanismen zu suchen, das ist vor allem das ausgeprägte Parallelitätsverhältnis zwischen ihnen: ein Tier, das die Fähigkeit hat, eine niedrige O_2-Konzentration aktiv auszunützen, zeigt auch immer eine stark ausgeprägte Notanaërobiose, während Tieren, welche aktiv nur eine höhere O_2-Spannung ausnützen können, diese Widerstandsfähigkeit fehlt. Und gerade weil diese Parallelität so schlagend, dabei beinah selbstverständlich ist, erscheint es um so eigentümlicher, dass es keine verständliche Theorie darüber gibt. Das mag darauf beruhen, dass man das Problem ausschliesslich von physiologisch laboratoriumstechnischen Gesichtspunkten aus angegriffen und sich nur im Notfalle an die ökologischen Verhältnisse gehalten hat, wie diese an Ort und Stelle realisiert sind.

Nun kann die Parallelität gerade ökologisch erklärt werden, und das, wenn man diesen Weg einschlägt, mit grösster Leichtigkeit; die physiologische Seite der Sache soll später behandelt werden. In einem Medium mit niedriger O_2-Spannung ist völliger O_2-Mangel keine Seltenheit. Solch ein Medium ist nämlich in chemischer und damit auch in respiratorischer Hinsicht äusserst labil. Herrscht dagegen in einem Medium während *längerer* Zeit hohe O_2-Spannung, so dürften inframinimale respiratorische Verhältnisse niemals eintreffen: ein solches Medium ist in chemischer und respiratorischer Hinsicht äusserst stabil. Die Kontrahenten dieser beiden Eigenschaftsgruppen, auf der einen Seite meist niedrige O_2-Spannung, oft inframinimale O_2-Spannung (sogar völliger O_2-Mangel), beide bedingt durch die Labilität des Mediums in chemischer Hinsicht, und auf der andern Seite, auf Grund der Stabilität des Mediums, konstant hohe O_2-Spannung, niemals inframinimale O_2-Konzentrationen, hängen auf das engste miteinander zusammen. Diese Eigenschaftsgruppierung macht sich sowohl *lokal* wie *temporär* geltend.

Ich will bei Behandlung des Problems vom Lokalitätsgesichtspunkt ausgehen. Das Milieu der *Tubificiden* wird ja vor allem charakterisiert durch den scharfen Unterschied zwischen dem respiratorischen und nutritiven Medium in bezug auf O_2 und, als Folge davon, weiter durch die beiden respiratorischen Schichtungstypen

(S. 21); denn die unter den verschiedenen Umständen verschieden mächtigen Wasserschichten gleich oberhalb des O_2-freien Schlammes, müssen immer ziemlich arm an O_2 sein. Damit hängt zusammen, dass den episapropelischen Tieren im allgemeinen aktive Anpassungen eigen sind an die in ihrem respiratorischen Medium konstant herrschenden, ziemlich niedrigen O_2-Spannungen und an die O_2-Schichtungen, in letzterem Fall, wie wir sehen werden, die respiratorische Mikroschichtung (s. S. 126). Dadurch ist jedoch ihr Leben nicht gesichert, da wir auch damit rechnen müssen, dass sie auch besonderen Anforderungen zu widerstehen haben, weil das Milieu, in welchem sie leben, auf verschiedenem Niveau so verschieden beschaffen ist. Ein *Tubifex* oder eine *Chironomiden*-Larve, welche in der Oberschicht des Schlammes lebt, riskiert immer, sich im Schlamm zu verlieren, und das umso viel leichter, als diese Tiere in hohem Grade gegen mechanische Reizungen empfindlich sind und dabei tief in den Schlamm fliehen. Wäre nun das Tier sehr empfindlich gegen niedrige O_2-Spannung, so würde es jedesmal Gefahr laufen einzugehen. Die lokalen Differenzen machen sich auch dadurch geltend, dass auch in minimalen Vertiefungen in der Schlammoberfläche das Wasser bedeutend schlechter sein muss als in der Wasserschicht, welche über einen gleichmässigen Schlammboden oder über Erhöhungen desselben gelagert ist, ein Umstand, den ich weiterhin (S. 110 ff.) experimentell beweisen werde. Wenn eine Muschel in eine solche Höhlung fallen würde, so würde sie sich infolge ihrer Unbeweglichkeit schwer herausretten können, wenn sie sehr sensibel wäre.

Aber die eben skizzierte Anpassungsgruppierung der episapropelischen Fauna ist auch eine Konsequenz des temporären Wechsels, dem ihr Milieu unterworfen ist, es handelt sich um die sogenannten Successionen (Naumann 1919 a), welche natürlich, temporär gesehen, grosse Fluktuation im O_2-Gehalt zur Folge haben müssen (Thienemann 1914, S. 307). Natürlich wird die Bodenfauna in erster Linie von den hier in Frage stehenden Veränderungen getroffen, weil die mit den Successionen zusammenhängenden Saprobisierungsprozesse vom Sapropel ausgehen, als eine Folge der eben behandelten, lokalen Labilität dieses Milieus. Nun sind die Successionen insofern ziemlich verwickelt, als die hierhergehörenden Erscheinungen sich wesentlich anders gestalten in einem eutrophen Wasser als in oligotrophem, in seichten Tümpeln anders als in tiefen Seen, Einzelheiten, auf die wir hier nicht näher eingehen können. Dass diese Unterschiede jedoch von entscheidender Bedeutung, gerade für die Bodenfauna sind, (und natürlich auch für die übrige Fauna) geht vollständig aus Thienemann's Untersuchungen hervor (1913, 1915, 1920 a, 1920 b). In diesem Zusammenhang will ich hervorheben, dass es mir unter experimentellen Bedingungen geglückt ist, sogar regelmässige, tägliche Fluktuationen zu konstatieren, Experimente, welche ich weiterhin beschreiben werden (S. 91). Als eine Folge dieser temporären Labilität erstrecken sich die aktiven, respiratorischen Anpassungen des Organismus auf niedrigere O_2-Konzentrationen, um die Übergänge von Mikroschichtung in Makroschichtung zu bewältigen, da der Organismus sonst eine grosse temporäre Beeinträchtigung erleiden würde. Das Tier vermag jedoch nicht immer, trotz grosser aktiver Anpas-

sungsbreite, temporär bedingten, inframinimalen O_2-Verhältnissen, als respiratorische Makroschichtungen gekennzeichnet, zu entgehen; da setzt der passive Mechanismus ein, und damit erhält das Tier die Möglichkeit, entweder zu emigrieren oder das Eintreten von besseren Bedingungen abzuwarten.

Es ist naturgemäss, dass in einem Milieu von lokal und temporär stabilen, hohen O_2-Konzentrationen, die aktiven, respiratorischen Mechanismen der Organismen gegenüber diesen hohen O_2-Konzentrationen eingestellt werden. Dagegen kommt eine grosse passive Resistenz nie zur Entfaltung, da der Organismus niemals inframinimale, respiratorische Zustände riskiert.

Das physiologische Verhältnis zwischen den aërob-aktiven und den passiven respiratorischen Anpassungen.

Wir haben schon vorweggenommen, dass es nicht gelungen ist, die Parallelität des aktiven und passiven respiratorischen Anpassungsvermögens unter ein und dieselbe einfache physiologische Formel zu bringen, wenn man diese beiden Seiten überhaupt voneinander getrennt hat. Ich will nun einige von diesen misslungenen Versuchen, aber nur theoretisch, von rein ökologischem Standpunkt aus betrachten, der meiner Meinung nach ganz verabsäumt worden ist. Dagegen habe ich wenige eigene hierhergehörige experimentelle oder faunistische Befunde anzuführen.

Im allgemeinen hat man eine Brücke zu schlagen versucht, durch die Annahme von O_2-Depots, in der einen oder andren Form (Baeyer 1902, Bondy 1904, Fröhlich 1904 a, 1904 b und viele andere), eine Annahme, welche wohl für alle Zeit aus der Welt geschafft ist durch Winterstein (1907), welcher bewiesen hat, dass im Nervensystem vom Frosch »Sauerstoff weder intramolekular noch intrazellular aufgespeichert» ist, weshalb »das Ueberleben des Rückenmarks in einer sauerstofffreien Atmosphäre überhaupt nicht auf Kosten von Oxydationsprozessen vor sich geht, sondern ein echtes anaërobes oder anoxydatives Leben darstellt» (Winterstein 1907, S. 355.).

Deshalb hat er aber das Vorkommen von O_2-Depots nicht völlig verneint; »Es sei aber daran erinnert, dass der Organismus der höheren Tiere ja tatsächlich einen Sauerstoffspeicher von wunderbarer Vollkommenheit besitzt, dem fast alle den Sauerstoffdepots zugeteilten Eigenschaften zukommen, nämlich das Blut» (Winterstein l. c., S. 377). Im übrigen ist es höchst interessant zu beobachten, wie gerade in bezug auf die episapropelische Fauna derselbe Verfasser über die Anwendung dieser, betreffs der hierhergehörigen Arten schon von Lankester (1872—73) und Miall (1895) gebrachten Theorie die grösste Vorsicht an den Tag legt. »Es ist eine auffällige und schwer zu deutende Erscheinung, dass gerade bei den Würmern, von denen ein beträchtlicher Teil (welche? Ref.) völlig (? Ref.) anaërob lebt, und von denen auch die nicht anaëroben sich zum grossen Teil durch eine ungewöhnliche Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffentziehung auszeichnen, respiratorische Farbstoffe sehr verbreitet sind, und besonders das Hämoglobin sich

häufiger findet als in allen übrigen Stämmen der Wirbellosen zusammengenommen» (Winterstein 1912, S. 72).

In der Tat hat Krogh's Schülerin Miss Leitch (1916) jetzt durch spektrometrische Untersuchungen der Dissoziation des Oxyhämoglobins unter verschiedenen O_2-Spannungen, interessanterweise gerade an episapropelischen Formen, nämlich *Chironomus*-Larven und den roten Formen von *Planorbis corneus*, festgestellt, dass das Hämoglobin erst bei ziemlich niedriger O_2-Spannung zur Anwendung kommt, und dann allmählich vom Oxyhämoglobin zum reduzierten Hämoglobin übergeht. Als O_2-Aufspeicher kann das Hämoglobin, laut genannter Verfasserin, keinerlei Rolle spielen, weil, wie sie hervorhebt, es, absolut gesehen, unter allen Umständen ganz unzureichende Mengen von O_2 sein müssen, welche auf diese Weise gebunden werden können, etwas, was auch Pütter (1908, S. 47) betont.

In bezug auf die *Tubificiden* und *Chironomiden*-Larven muss diese »Speicher-Theorie» ausserdem unrichtig sein, nach einer Reihe von Beobachtungen zu urteilen, die ich gemacht habe. Schon in den auf S. 29 dargelegten tabellarischen Darstellungen habe ich gezeigt, wie bei den Versuchstieren in dem O_2-freien Wasser, die sonst lebhafte rote Farbe nach wenigen Stunden verblich, und der helle Farbton bis zum Schluss des Experimentes blieb. Die Experimentstiere (*Tubifex*) waren von derselben hellen Farbe, wie es die normal weisslichen *Nais elinguis* sind. In Versuchen, wo ich *Tubifex rivulorum* und *Nais elinguis* gleichzeitig nebeneinander hatte, und das Wasser O_2-arm geworden war, wurde es mir tatsächlich schwer, die beiden Arten voneinander zu unterscheiden, wenigstens betreffs der kleineren Exemplare, wenn sie auf den Wänden des Glasgefässes krochen. Mikroskopisch war es ebenso deutlich, dass das Blut an Hämoglobingehalt verloren hatte. Es handelte sich also um keinen Farbenumschlag, darauf beruhend, dass das Blut eine venöse Beschaffenheit bekommen hatte, sondern die Farbveränderung beruhte eher darauf, dass das Hämoglobin *in Übereinstimmung mit* andern Substanzen die Fähigkeit hat, anaërob zersetzt zu werden, eine Eigenschaft, welche natürlich gegen jede Theorie spricht, die dem Hämoglobin eine *besondere* Bedeutung als »Speicher» beilegt.

Dass nämlich eine solche Zerlegung vorlag, schien noch deutlicher aus einer Reihe von Experimenten an verschiedenen roten *Chironomiden*-Larven hervorzugehen. Setzt man diese in O_2-freies Wasser, so bleichen sie allmählich sehr stark aus. Dass das wirklich auf das *Verschwinden* des roten Farbstoffes zurückzuführen ist, ist hier leicht zu konstatieren. Gleichzeitig bildeten sich zwischen den Segmenten starke Einschnürungen, eine Erscheinung, welche ich zugleich mit dem Verschwinden des Hämoglobins als eine besondere Form von *Inanition* bezeichnen möchte (eine *anaërobe* Inanition). Trotzdem lebt das Tier noch eine Zeit lang, wobei das Herz Rythmik zeigt, oder wenigstens, wenn es vorher stillgestanden hat, sich bei O_2-Zufuhr wieder in Gang setzt. Jedoch sind die *Chironomiden*-Larven hierbei ziemlich empfindlich, und der Schaden ist bald nicht mehr gut zu machen, insofern als das Tier sich nicht mehr erholt, wenn diese Inanition zu weit geht.

Im übrigen kann man sich unmöglich denken, dass die O_2-freien Medien, welche ich bei meinen Versuchen über die Resistenz der *Tubificiden* gegenüber O_2-Mangel benutzte, und welche dann und wann, nach dem Geruch zu urteilen, grosse Mengen H_2S enthielten, nicht aus den langgestreckten und feinkalibrigen Tieren den an das Oxyhämoglobin lose gebundenen O_2, den die Tiere binnen kurzem nicht selbst verbrauchen konnten, an sich gerissen hätten.

Ich will jedoch nicht so weit gehen, zu behaupten, dass sich gar kein O_2 in dem Hämoglobin während des ersten Anfangs der Anaërobiose aufspeicherte. Im Gegenteil geht aus einer Reihe von Adaptionserscheinungen hervor, das sich eine solche Aufspeicherung deutlich geltend macht, die illustriert wird durch bestimmte Unterschiede in den Reaktionen der Tiere, welche übergeführt werden in asphyktische Verhältnisse, beruhend auf Differenzen in der O_2-Konzentration des Mediums, von welchem die Tiere übergeführt werden (S. 81). Diese ephemer verlaufenden Reaktionen sind jedoch sicherlich Nebensache und am ersten in Relation zu stellen zu der Bedeutung des Hämoglobins unter aëroben respiratorischen Bedingungen.

Damit kommen wir zu der Schlussforderung, dass die Notanaërobiose nicht das geringste mit dem Hämoglobin als »Speicher» zu tun hat, und wahrscheinlich ist dasselbe der Fall bei den andern respiratorischen Farbstoffen, welche damit zu *den aktiven, aëroben, respiratorischen Mechanismen gehören.* Die Verschiedenheiten der *O_2-Absorptionsintensität,* wenigstens betreffs des Hämoglobins von verschiedenen Fischen, stimmen auch mit den ökologischen Forderungen schön überein (Krogh u. Leitch 1919). Fehlen dagegen respiratorische Farbstoffe bei Tieren in einem O_2-armen Milieu, so haben wir allen Grund als aktive respiratorische Anpassung andauernde Anaërobiose zu vermuten. So ist es bei der episapropelischen Fauna möglicherweise der Fall bei gewissen *Cyclops* und der *Corethra*-Larve, und so ist es immer bei den Endoparasiten.

Aber auch die Rolle des Hämoglobins während aërober Respiration ist falsch gedeutet worden. Man hat nämlich angenommen, dass ein grösserer Gehalt von diesen Blutfarbstoffen einen besonders starken O_2-Bedarf markiert, vergl. z. B. Bunge (1888). Tatsächlich ist es nicht der O_2-Bedarf als solcher, den das Hämoglobin anzeigt durch sein Vorhandensein, sondern in erster Linie *die Schwierigkeiten diesen O_2-Bedarf zu befriedigen.* Damit ist es klar, dass wir Blutfarbstoffe antreffen können bei den allerverschiedensten Typen von solchen, welche gekennzeichnet sind durch äusserst grossen O_2-Bedarf, bis hinunter auf Formen, deren O_2-Bedarf nicht grösser ist, als dass sie Notanaërobiose während langer Zeit aushalten können; in dieser Beziehung besteht also kein Gegensatz. Wir müssen deshalb beim Vorkommen der Blutfarbstoffe mit wenigstens zwei Variablen rechnen, nämlich einerseits dem O_2-Bedarf, andererseits der Schwierigkeit, diesen O_2-Bedarf zufrieden zu stellen. So ist die Verschiedenheit zu deuten betreffs des Gehaltes an Hämoglobin zwischen typisch episapropelischen Formen z. B. den stark roten *Chironomiden*-Larven und *Tubificiden* einerseits und mehr erranten, oben lebenden Formen, wie *Tanypinen*-Larven und *Naiden* andererseits, deren Blut wenig oder nicht gefärbt ist. Ich will

die Bedeutung des Hämoglobins (und der Blutfarbstoffe überhaupt) als aktiven respiratorischen Mechanismus mit Pflüger's Worten definieren: (Pflüger 1875, S. 275). »Das Hämoglobin ist — — — nur ein bequemer Lastwagen von grosser Capacität». Auf diese Bedeutung unter aëroben Bedingungen deutet z. B. das Resultat der Untersuchungen von Jordan und Schwarz (1920) hin.

Damit haben wir konstatiert, dass es weit getrennte Mechanismen sind, die bei der Aërobiose und der Notanaërobiose wirken. Sie können nicht unter eine gemeinsame, physiologische Formel durch Annahme von O_2-Depots in irgend einer Form zusammengefasst werden. Ob sie dagegen nach Winterstein (1907) so vereinigt werden können, dass in jedem Atmungsprozess, mag er aërob oder anaërob sein, zuerst eine in beiden Fällen gleiche Teilung der Nährstoffe intramolekulärer Art von statten ginge, dann aber bei Aërobiose ausserdem eine Oxydation der Teilungsprodukte hinzukommen würde, darüber kann ich mit Hilfe meiner ökologischen Beobachtungen kein Urteil fällen.

Das ökologische und physiologische Verhältnis zwischen der andauernden Anaërobiose und der Notanaërobiose.

Damit können wir übergehen zu einer Behandlung des ökologischen und physiologischen Zusammenhanges zwischen den Anpassungen der intestinalen Parasiten und der episapropelischen Fauna. Diese beiden Anpassungstypen hält Bunge für ökologisch und physiologisch einander sehr nahe stehend, da sie beide in einem O_2-armen oder geradezu O_2-freien Medium leben. »Nur dadurch, dass die Würmer als Schlammbewohner eine Vorschule durchgemacht hatten, waren sie befähigt in den Darm höherer Thiere einzuwandern» (Bunge 1890). Diese Annahme sucht er ausserdem durch phylogenetische Beweise zu stützen. Was diese betrifft, so ist es allerdings klar, dass, wählt man so grosse phylogenetische Einheiten wie es dieser Verfasser für angebracht hielt, man das Vorhandensein von jeder ökologischen Anpassungsserie aufstellen und beweisen kann, sei sie noch so willkürlich. Wählt man kleinere Einheiten, so wird man schon hier auf ansehnliche Schwierigkeiten stossen.

Wir können nun übergehen zu den rein ökologischen und physiologischen Seiten des Problems, welchen in diesem Zusammenhang das Hauptinteresse gilt. In bezug auf meine vorhergehenden Auseinandersetzungen bedeutet Bunge's Beweisführung ein Übersehen des Unterschiedes zwischen dem aktiven, respiratorischen Mechanismus, durch eine andauernde Anaërobiose gekennzeichnet, und der Notanaërobiose, welche eine passive, respiratorische Anpassung ist. Man sucht nämlich in seinen Abhandlungen vergeblich nach einer Unterscheidung zwischen Anaërobiose mit Assimilationsfähigkeit und einer Anaërobiose ohne diese. Ich habe schon betr. der *Tubificiden*, *Lumbriculus* und der *Chironomiden*-Larven das Fundamentale dieses Unterschiedes hervorgehoben und interessanterweise hat Pütter betr. *Hirudo* (1908, S. 18) dsbzgl. ähnliche Erfahrungen gemacht, wenn dieses Tier auch in einem ganz anderen Substrate lebt. Tatsächlich liegt wohl das Wesentliche in der endo-

parasitischen Anpassung an die Assimilation und nicht an die Respiration. Man kann sich auch, wenigstens in bezug auf die Detritusfresser, die Frage stellen, wieweit ihr Nahrungssubstrat für diese »Vorschule» geeignet ist, weil es zum Unterschied von dem der Darmparasiten in höchstem Grade nahrungsarm ist. Übrigens sind es in diesem Faunagebiet sehr wenige höhere Tiere, betreffs deren die Anwesenheit einer andauernden Anaërobiose anzunehmen ist (S. 27).

Andere passive Anpassungen der episapropelischen Fauna.

Noch andere passive Anpassungen als die bisher behandelte Resistenz gegenüber O_2-Mangel gibt es, welche, wenn sie auch nicht im eigentlichen Sinne respiratorisch sind, doch in diesem Zusammenhange besprochen werden müssen. Es handelt sich um die äussert wohl ausgebildete Resistenz gegenüber Destruktionsprodukten, welche sich bei Vermodern und bei Fäulnis von sedimentierten organischen Stoffen bilden, nämlich CO_2, H_3N, H_2S, Kohlenwasserstoffe u. s. w.

An meinem speziellen Untersuchungsobjekt, den *Tubificiden,* habe ich quantitativ nur die Wirkung von CO_2 studiert. Ich werde jedoch erst im weiteren Verlauf dieser Abhandlung (S. 137 ff.) diese Wirkung eingehender behandeln, im Zusammenhang mit meinen »CO_2-Experimenten», weil der respiratorische Mechanismus auf Grund seiner Empfindlichkeit sehr scharf verschiedene Veränderungen des Mediums anzeigt. Jedenfalls war der Widerstand der *Tubificiden* in dieser Hinsicht einfach erstaunlich. Sie konnten 140 Stunden (s. Tab. XIII S. 148) ohne grössere Ungelegenheit in einem Wasser aushalten, das ungefähr 200 cm.^{3} CO_2 pr. l., enthielt, und überlebten, ohne irgendwelches Zeichen von Degeneration einen 24-stündigen Aufenthalt in einem Wasser, das beinah 500 cm.^{3} CO_2 pr. l. enthielt; in diesem letzteren Fall konnte man direkt nach dem Geschmack entscheiden, dass das Wasser sauer war. Überhaupt ist es mir nicht einmal gelungen, auch nicht bei einzelnen Tieren, lethale Konzentrationen zu erreichen, oder Degenerationsprozesse zu entdecken. Ganz ohne Wirkung ist CO_2 jedoch nicht, insofern als sie nämlich lähmend wirkt. Die Beweglichkeit der Tiere wird bedeutend geringer, sowohl die des lokomotorischen als auch des respiratorischen Mechanismus. Auch der nutritive Mechanismus ist dem Einfluss unterworfen, indem nämlich die Detritusabsetzung äusserst langsam vor sich geht, offenbar auf einer Lähmung der Darmmuskulatur beruhend. Es passierte jedoch nie, dass der Detritustransport ganz aufhörte, wie es bei O_2-Mangel der Fall ist. Ausserdem macht sich der Lähmungsprozess noch bei einer Reihe reflectorischer Funktionen bemerkbar, welche sonst blitzschnell verlaufen; so z. B. reagieren die Tiere erst auf ziemlich starke mechanische Reizungen mit sehr träge ausgeführten Fluchtreflexen. Einesteils beruht das natürlich darauf, dass der Bewegungsmechanismus nicht ordentlich funktioniert, aber dazu kommt noch die geringere Empfindlichkeit. Im übrigen ist die Wirkung von CO_2 gleich gering bei O_2-Mangel und O_2-Überfluss.

Die geringe Wirkung von CO_2 gerade auf *Tubifex*, ist ebenso von Ringer und

Phear (1894—1895) konstatiert worden. Sie fanden, dass *Tubifex*-Individuen, welche in CO_2-gesättigtes Wasserleitungswasser gebracht wurden, zwar im Anfang lokomotorisch gelähmt wurden, aber »in a few hours they are seen to be again perfectly active». Ich hatte auch Gelegenheit zu sehen, wie gleich nach einem Zusatz von CO_2-reichem Wasser sich die Lähmungserscheinungen geltend machen, in diesem Fall bei dem respiratorischen Mechanismus, und wie nach einiger Zeit diese Lähmung, oder besser gesagt, Hemmung nachlässt. Bei hohen CO_2-Konzentrationen werden die Tiere jedoch selbst nach einer längeren Restitution nicht wieder ganz »perfectly active», wie die Verfasser meinen, sondern von dem Lähmungsprozess bleibt immer ein Rest zurück, der grösser und grösser wird, je mehr die CO_2-Dosierung zunimmt.

Derselbe Widerstand gegenüber CO_2 wurde von Bounhiol konstatiert (1902, S. 99) an *Polychaeten,* welche an ähnlichen Stellen im Meere leben. Die *Aeschna*-Larven halten ebenfalls ziemlich starke CO_2-Konzentration ohne schädliche Einwirkung aus (Wallengren 1914, S. 22.). Jedoch ist es hier ziemlich leicht, tödlich wirkende Konzentrationen zu erreichen.

Wie dieser grosse Widerstand zu deuten ist, ist nicht ohne weiteres klar. In bezug auf diese Anpassung ist es nämlich eigentümlich, dass der CO_2-Gehalt unter ökologischen Bedingungen niemals höhere Werte erreichen kann; denn trotz mannigfacher Analysen unter experimentellen Bedingungen, welche eine starke Ansammlung von CO_2 bewirken müssen (z. B. geschlossene Gefässe mit Wasser und stark verwesendem Schlamme), habe ich als höchsten Wert für autogene CO_2-Akkumulation 28,4 cm.^{3} pr. l. zu verzeichnen, ein Wert, der dem ökologisch maximalen Werte wahrscheinlich ziemlich nahe liegt. Auch Krogh (1904, 1919) verneint die Möglichkeit allzu grosser CO_2-Akkumulationen unter normalen Bedingungen, und nur in Ausnahmefällen sieht man so hohe Zahlen, wie die von Birge und Juday (1911, S. 80) gefundenen (49,1 cm.^{3} pr. l. freie CO_2 in Tiefenwasser in Garvin lake, Wisconsin). Jedoch ist es möglich, dass schon weit geringere Dosen als die experimentell gefundenen, wenigstens nach längerer Zeit, tödlich wirken, da der letztere Umstand in natürlichen Verhältnissen sehr viel zu bedeuten hat. Bei Laboratoriumsexperimenten sind wir ja gezwungen, uns in viel zu kurzen Zeiträumen zu bewegen.

Ausserdem habe ich die grosse Widerstandskraft der *Tubificiden* auf H_2S konstatiert. Sie ertragen gut Wasser, welches sehr stark nach diesem Gase riecht. Jedoch hatte ich keine Gelegenheit, quantitative H_2S-Bestimmungen darüber zu machen. Im Übrigen ist diese Anpassung recht kompliziert, insofern als sie unter ökologischen Bedingungen nicht anders in Funktion treten dürfte, als bei vollständigem Fehlen von O_2; H_2S wird ja von besonderen Mikroorganismen gerade mit Hilfe des freien O_2 zersetzt (S. 18) und ist auch rein chemisch ein starkes Reduktionsmittel.

H_3N kommt natürlich auch vor. Da im allgemeinen unter natürlichen Bedingungen Süsswasser neutral oder schwach sauer reagiert (dann und wann mal schwach alkalisch) infolge von gelöstem freien CO_2, so findet sich H_3N gebunden vor und zwar in dem Fall meistens an CO_2. Dabei ist zu bemerken, dass unter

aëroben respiratorischen Bedingungen die H_3N-Verbindungen sehr rasch zu Nitriten und Nitraten oxidiert werden dürften, weshalb eine Akkumulation nur bei O_2-Mangel zu erwarten ist (Alsterberg 1920). Ich habe auch unter ähnlichen Bedingungen bei experimentellen Verhältnissen eine H_3N-Konzentration bis 20 mg. pr. l. (in gebundener Form) konstatieren können, Konzentrationen, welche für die *Tubificiden* bedeutungslos sind. Nachdem, was ich bei Tieren gefunden habe aus Gebieten, wo man mit Recht nicht *besonders* grosse passive Anpassungen an Ammoniumverbindungen erwarten konnte, existiert hierbei eine in ihrer Art ebenso grosse Resistenz, wie die Resistenz vieler Tiere gegenüber freier CO_2.

Dass die Resistenz gegenüber Sumpfgas bei den *Tubificiden* besonders gross sein würde, war zu erwarten. In dem Schlamm, in den die Tiere sich einbohren, konnten sie sich in unmittelbarer Berührung mit den Sumpfgasblasen aufhalten, die sich in dem Schlamm schon auf 1 cm. Tiefe unter der Schlammoberfläche und noch näher bilden. Trotzdem zeigten die Tiere in ihren Reaktionen nicht die geringste Abnormität. Diese Sumpfgasblasen steigen dann und wann aus dem Schlamm auf an die Wasseroberfläche. War das Gefäss dabei geschlossen, so konnte sich nach oben eine wirkliche Sumpfgasatmosphäre mit bedeutendem Überdruck bilden, sodass das Wasser beim Öffnen des Gefässes (Glasflasche mit einem Kork geschlossen) meterhoch herausschiessen konnte. Waren in dem Gefäss gleichzeitig assimilierende Grünalgen, welche demnach bei Licht O_2 produzierten, so reagierten die Tiere trotzdem auf diesen O_2-Zuschuss wie unter normalen Verhältnissen (S. 92). Da Wasser bei + 20° C und atmosphärischem Druck 35 cm.^{3} Sumpfgas pr. l. löst (Knauthe 1907, S. 141), und da unter diesen Bedingungen die Temperatur niedriger war (cirk. + 15° C) und sich das Sumpfgas in starkem Überdruck befand, ist es deutlich, dass die *Tubificiden* ohne weiteres einer Sumpfgaskonzentration von mindestens 35 cm.^{3} pr. l. widerstehen. Wenn ich hier von den verschiedenen anaëroben Produkten und von der CO_2 gesagt habe, dass sie in geringerer Konzentration in ökologischer Beziehung bedeutungslos sind, so habe ich damit nicht gemeint, dass sie *ganz wirkungslos* sind für die feinere Gestaltung betr. der Reaktionen der Tiere, zum Beispiel auf O_2. Ich habe bereits erwähnt, dass, wenn es gilt eine genaue Vorstellung von der Wirkung des CO_2 auf die *Tubificiden* zu erhalten, es am besten ist, gerade diese Wirkung auf den respiratorischen Mechanismus hin zu studieren. Jedoch können aus vorher erwähnten Gründen während des Funktionierens des aëroben Mechanismus nur Veränderungen im O_2-Gehalt in Frage kommen. Die übrigen in Frage kommenden Substanzen können bei aëroben Verhältnissen nicht in bedeutenderen Mengen akkumuliert werden; darum habe ich sie auch *anaërobe Gifte* genannt.

Was man eigentlich vermisst, wenn es diese passiven Anpassungen gilt, das sind die vergleichenden experimentellen Untersuchungen hierüber an Objekten, Tieren und Pflanzen aus verschiedenem Milieu. Wir haben indessen allen Grund anzunehmen, dass die eben behandelte Resistenz der episapropelischen Fauna etwas *extremes* bezeichnet, und von dieser Annahme gehe ich in folgenden Auseinandersetzungen aus.

Die ökologische Bedeutung der Fäulnisgifte und des O_2.

Wir kommen nunmehr zu einem Vergleich zwischen diesen eben genannten passiven Anpassungen und den vorher behandelten Anpassungen an die O_2-Verhältnisse des Wassers, mag es sich nun um aktive an tiefliegende Existenzminima oder um grosse passive Anpassungen an anaërobe Verhältnisse handeln. Auch in dieser Hinsicht gibt es beachtenswerte Parallelismen. Wir können sagen, dass Tiere, welche aktiv angepasst sind an ein niedriges respiratorisches Existenzminimum und damit grossen Widerstand gegen O_2-Mangel zeigen, auch grosse Resistenz aufweisen gegenüber Fäulnisgiften, die unter natürlichen Verhältnissen produziert werden.

Dass besonders die episapropelische Fauna in dieser Hinsicht resistent ist, wird seit langem von ökologischem Standpunkt aus angesehen (z. B. Bounhiol 1902, S. 100). Ein weiterer grosser Schritt in der angedeuteten Richtung ist von Kolkwitz und Marsson (1909, S. 131) und von Thienemann (1915, S. 24) gemacht worden: diese Verfasser haben einfach die Eigenschaft dieser Fäulnisgifte als ökologische Faktoren eliminiert, in dem sie annahmen, dass wir am ehesten in der O_2-Konzentration und in der durch Fäulnis verursachte Veränderung derselben, die jeweiligen Unterschiede in den Wasseransammlungen zu suchen haben. Besonders Thienemann betont diesen Sachverhalt sehr scharf, und stützt seine Ansicht auf gründliche Studien an Ort und Stelle.

Thienemann's Schlussfolgerung wird jedoch kritisiert von Steinmann und Surbeck (1918), die den Fäulnisgiften eine bedeutende ökologische Rolle beimessen wollen, eine Annahme, die sie auf Experimente gründen. Hierbei setzten sie entweder »frische Stalljauche» dem O_2-reichen Wasser zu, oder sie gaben eine Beimischung von H_3N und prüften dann den Widerstand verschiedener Tiere gegenüber diesen Medien. Als Versuchstiere nahmen sie in den »Jaucheexperimenten», die wir zuerst besprechen wollen, ausschliesslich Fische, welche als ziemlich ausgeprägte Reinwasserorganismen bezeichnet werden müssen: Forellen, diese kamen am meisten zur Anwendung, ferner *Alburnus*, *Squalius* und *Gobio*. Es ist wohl selbstverständlich, dass diese Tiere unter solchen Verhältnissen sehr bald sterben müssen, also eine sehr grosse Empfindlichkeit zeigen. Dadurch scheint bewiesen, dass O_2-fordernde Formen gegen Stoffe empfindlich sind, welche ohne Zögern als Fäulnisgifte bezeichnet werden müssen.

Aber Steinmann und Surbeck zogen noch weitere Schlussfolgerungen. Durch einen Vergleich des Resultats der Giftwirkung der »Jauche», die sie auf das Vorhandensein von freiem H_3N und H_2S zurückführten, einerseits, mit dem H_3N-Gehalt der schweizer Flüsse, den sie auf Grund einer Reihe H_3N-Experimente als der zulässigen maximalen Dosis sehr nahe kommend ansahen, andrerseits (Steinmann und Surbeck l. c., S. 373, 441), zogen sie die Schlussfolgerung, dass die Fäulnisgifte und dabei speziell das Ammoniak als die wichtigsten ökologischen Faktoren zu bezeichnen seien. »Jedenfalls kommt man mit der von Thienemann, Fehlmann

und andern gegebenen Erklärung der genannten Verschiedenheiten aus dem verschiedenen Sauerstoffbedürfnis der Organismen unmöglich aus» (l. c., S. 441).

Bei der Analyse ihrer Experimente und Resultate müssen wir, nach dem, was ich gezeigt habe (Alsterberg 1920), von ihren H_3N-Experimenten absehen und nur Bezug nehmen auf ihre Experimente mit Jauche, wobei wir untersuchen wollen, inwieweit diese Experimente mit den Prozessen draussen in der Natur konvergieren oder divergieren. Dabei haben wir die Analyse besonders auf das Verhältnis zwischen O_2 und den Fäulnisgiften zu richten. Wie ich bereits hervorhob, und auch von verschiedenen Verfassern hervorgehoben worden ist (z. B. Knauthe 1907, S. 227), kommt eine stinkende Fäulnis und damit eine bemerkenswerte Produktion von Fäulnisgiften nicht eher zustande, bis aller absorbierter O_2 verschwunden ist. Auf der andern Seite gehen diese reduzierenden Substanzen bei Luftzutritt sehr rasch Oxydationen ein. Den Antagonismus zwischen diesen Giften und O_2 beleuchten z. B. Birge und Juday (1911), Whipple (1914, S. 210, 263) und speziell betreffs des Sumpfgases die Tabellen in Knauthe (1907, S. 60) und Birge und Juday (l. c.). Hier und da findet man Angaben, dass H_2S und O_2 zusammen existieren können, aber das dürfte noch genauere Untersuchungen an Ort und Stelle und ausserdem von rein chemischem Standpunkt aus benötigen. Diese Substanzen sind also, wie schon gesagt (S. 42), anaërob, nicht nur mit Rücksicht auf ihr *Entstehen*, sondern auch deshalb, weil sie nur unter anaëroben Bedingungen *bestehen* können. Aber damit haben wir nebenbei die andre Seite der Sache berührt, nämlich die von Thienemann als ökologische Faktoren angesehenen Veränderungen im O_2-Gehalt, die bei der Oxydation der anaëroben Gifte zustande kommen.

Damit ist klargelegt, dass die Experimente von Steinmann und Surbeck nicht die Beweiskraft haben, die sie ihnen zumessen. *Ökologisch* gesehen stellen ihre Experimente *reine Kunstprodukte* dar, weil nämlich in der Natur die Eigenschaften im Milieu niemals in solcher Weise zusammenfallen. Diese Verfasser hatten auch Gelegenheit, selbst zu konstatieren, wie das durch Jauche verunreinigte Medium binnen kurzem seine Giftwirkung verlor (Steinmann und Surbeck l. c., S. 369) jedoch ohne die Konsequenzen aus dieser Tatsache zu ziehen. Nur unter ganz speziellen Verhältnissen und in lokal äusserst begrenzten Gebieten können möglicherweise durch menschliches Eingreifen so akute Fälle eintreten, wie die Experimente der erwähnten Verfasser demonstrieren. Eine chronische Form einer solchen Vergiftung kann bei Zutritt von O_2 nicht existieren. Sollte diese Vergiftung durch »Jauche» auf dem Vorhandensein von H_2S oder H_3N beruhen, so habe ich für aquatile Verhältnisse klargelegt, dass auch hierin die genannten Experimente von den herrschenden ökologischen Verhältnissen abweichen müssen. In bezug auf den Konflikt zwischen Thienemann und Fehlmann einerseits und Steinmann und Surbeck andrerseits will ich meinen eignen Standpunkt folgendermaassen darlegen: Bei natürlichen successiven Veränderungen *eines aëroben Mediums* spielt die O_2-Konzentration wohl die Hauptrolle beim Bestimmen des Aussehens der Fauna; bei schnell eintreffenden, akuten Veränderungen dagegen können die Fäulnisgifte ein bestimmender Fak-

tor werden, eine Sache, die jedoch äusserst selten und niemals unter natürlichen Verhältnissen eintreffen wird. *Ist die O_2-Konzentration einmal bis auf 0 oder wenigstens auf für die einzelnen Faunakonstituenten inframinimale Werte herabgesunken*, so ist anzunehmen, dass die *Dauer der Anaërobiose* die grösste Rolle spielt. Doch wäre es möglich, dass die anaëroben Gifte, welche erst jetzt (d. h. wenn die O_2-Konzentration $= 0$) sich bilden und akkumuliert werden können, eine gewisse Bedeutung haben, vor allem was das ungleiche Vermögen der einzelnen Tierarten anbetrifft, bei experimentellen Verhältnissen einem anaëroben Medium zu widerstehen, und weiter, wo es gilt, das schnelle Verschwinden der *Tubificiden*-Fauna in Teichen, wenn das Wasser O_2-frei und stinkend wird, zu erklären. Doch scheinen besonders in grösseren Gewässern alle Werte solcher Akkumulationen bei gewöhnlichen ökologischen Verhältnissen in erträglicher Dosierung zu liegen. Demnach dürfte Thienemann's Ansicht auch insofern die richtige sein.

Durch die vorhergehenden Auseinandersetzungen haben wir auch ökologisch erklärt, weshalb Tierformen, welche die Fähigkeit haben bei niedriger O_2-Konzentration zu existieren, auch grosse Widerstandsfähigkeit haben müssen gegenüber Fäulnisgiften. Diese Formen hatten ja, wie schon klargelegt wurde, auch eine grosse Widerstandskraft gegenüber O_2-Mangel, und gerade dabei können diese Gifte entstehen. Dagegen leben die O_2-liebenden Formen in einem sehr stabilen Medium, wo absoluter O_2-Mangel eine Unmöglichkeit ist; dadurch sind auch die anaëroben Destruktionsprozesse ausgeschlossen. In ihrem Widerstand diesen gegenüber verhalten sich die O_2-liebenden Formen wie im allgemeinen die Organismen, d. h. diese Stoffe wirken als Gifte.

Ich will die Veränderungen im Medium und ihren Zusammenhang untereinander in folgender tabellarischen Übersicht demonstrieren:

Medium:	Konstanz des O_2-Gehaltes:	Absoluter O_2-Mangel:	Anaërobe Gifte:
Stabile Medien	konstant O_2-reich	niemals	niemals
Labile Medien	lokale u. oft temporäre O_2-Armut	oft	oft

Diesen Eigenschaften des Mediums entsprechen folgende Anpassungen der respektiven Organismen:

Medium des Organismus:	Aktives brauchbares O_2-Minimum:	Widerstand gegenüber O_2-Mangel:	Widerstand gegenüber anaëroben Giften:
Stabile Medien	hoch	gering	gering
Labile Medien	niedrig	gross	gross

Der Zusammenhang zwischen all diesen Erscheinungen ist somit genügend erklärt. Die episapropelischen Detritusfresser haben demnach, um das Milieu nutritiv ausnutzen zu können, sich nicht nur seinen respiratorischen Eigenschaften anpassen müssen, sondern auch denen der Destruktionsprodukte, die dem Milieu eigen sind.

Termini wie »Schlick», »Schlamm», »Lehm», »Sand» u. s. w., welche die Beschaffenheit eines Bodens bezeichnen sollen, sind in der Tat ökologische Kollektiva, welche noch ihrer Analyse harren.

Was dagegen die Resistenz betrifft gegenüber *Giften*, welche nicht unter autogenen Veränderungen im Medium auftreten, so ist offenbar kein Unterschied zwischen der sapropelischen Fauna und anderen Formen, weil sie hier ebenso giftig wirken wie sonst. Ich selbst habe das nur wenig untersucht; es gibt aber von anderer Seite Angaben darüber. Locke (1895) und Ringer (1897) haben konstatiert, dass *Tubifex* äusserst empfindlich ist gegen die Salze der schweren Metalle, besonders Kupfer. Locke fand, dass der Umstand, dass *Tubifex* in destilliertem Wasser sehr schnell unterging, gerade auf diesem Gehalt an Cu-Salzen beruhte, welche bei der Destillation in Kupfergefässen, wenn auch in ganz geringer Menge, gelöst werden. Über das Verhältnis von *Tubifex* und *Lumbriculus* zu Hg, s. S. 32.

IV. Die aktiven aërob-respiratorischen Mechanismen der Tubificiden.

Die allgemeinen Züge der respiratorischen Bewegungen der Tubificiden.

Ich habe bereits gezeigt, dass der Schlamm, in welchen die *Tubificiden* den Vorderkörper eingebohrt haben, in respiratorischer Hinsicht einer aëroben Atmung nicht genügen kann. Daraus folgt, dass die Tiere durch besondere aktiv wirksame respiratorische Apparate ihren O_2-Bedarf befriedigen müssen, auch wenn dieser gering ist, was ja aus dem grossen Widerstand der Tiere gegenüber O_2-Mangel indirekt hervorgeht. Hier könnte man sich mehrere Möglichkeiten denken. Eine naheliegende Möglichkeit wäre, dass das Tier periodisch O_2-reichere Wasserlagen aufsuchte, sich dann wieder in den Schlamm einbohrte um dort seine nutritive Tätigkeit fortzusetzen. Eine solche Anpassung weisen mehrere hierhergehörige faunistische Elemente auf, z. B. *Asellus*, *Hirudineen*, *Phoenochora*. Diese erranten Formen bilden in verschiedener Hinsicht den Gegensatz zu einem andern Typus, der die Sedentarien der episapropelischen Süsswasserfauna umfasst. Hierher gehören *Ptychoptera*, *Eristalis*, *Lumbriculus* und die *Tubificiden*. Diese letzteren repräsentieren wahrscheinlich eine fortgeschrittene Anpassung an den Schlamm und speziell an dessen tiefere Schicht als nutritives Substrat. Interessant in dieser Beziehung ist, dass die *Naiden* im allgemeinen, die nicht in den Schlamm minieren, doch nach meinen Beobachtungen von Detritus leben, der sich offenbar im Bildungsstadium der »*Äyja*» befindet (betr. dieser Begriffe s. Sernander 1918, Naumann

1920). Wohin die *Chironomiden*-Larven zu rechnen sind, ist nicht ganz klar; viele Arten jedoch sind viel weniger errant als Pause (1919) betr. *Chironomus gregarius* annehmen will.

Weil die *Tubificiden* zum grossen Teil im Schlamm versteckt sind, sind sie zwar geschützt gegen eine Reihe von Feinden, welche den erranten Formen drohen, können aber bei O_2-Mangel nicht in bessere Wasserlagen hinaufwandern: der Hinterkörper der *Tubificiden* ist in den Dienst der Respiration getreten. Wir gehen nun zu einer spezielleren Behandlung dieses respiratorischen Mechanismus in den folgenden Teilen der Untersuchung über.

Man wird auf die *Tubificiden* besonders aufmerksam durch ihre rythmischen Bewegungen. Diese scheinen für die ganze Familie charakteristisch zu sein, auch für die kiementragenden Arten. Wenigstens bemerkt Beddard (1895, S. 84) in Bezug auf *Branchiura* »that this *Tubificid*, like others, rests with its head inbedded in the mud and its tail waving freely in the water». Auch andre *Oligochaeten*, deren genauere systematische Stellung ungewiss ist, können solche Bewegung zeigen, z. B. die von Eisen (1881) beschriebene Gattung *Eclipidrilus*, welche von Eisen selbst als Typ einer besonderen Familie angeführt wird, von manchen Verfassern auf die *Lumbriculiden*, und von wieder andern auf die *Tubificiden* zurückgeführt wird. »The head end of the worm is generally burrowed in the mud or moss, and the tail freely vibrating in the water». *Capitella*, welche einer gleichnamigen *Chaetopoden*-Familie mit ziemlich umstrittener Stellung angehört, zeigt in vielem konvergente Eigenschaften. Diese Gattung lebt nämlich, wenn im Meer, an denselben Stellen, welche für die *Tubificiden* in süssem Wasser bezeichnend sind. Eisig (1887, S. 270) bemerkt »dass *Capitella* zeitweise nach Art limicoler *Oligochaeten* ihren Hinterleib schlängelnd im Wasser hin und her bewegt». Respiratorische Bewegungen sind, wie Bohn (1904, 1906) gezeigt hat, sehr allgemein unter den *Polychaeten* und auch unter den *Hirudineen*, welche ich selbst mehrere Male beobachtet habe. Diese letzteren sind übrigens in dieser Beziehung schon von Dugès (1828) untersucht.

In diesem Zusammenhang muss ich erwähnen, dass man diesen kurzen Notizen aus verschiedenen Arbeiten, welche ihr Objekt fast ausschliesslich von anderen Gesichtspunkten aus behandeln, nicht zu grosses Gewicht beilegen darf. Im allgemeinen sind die Ausdrücke »schlängelnd», »waving», etc. ziemlich vieldeutig, und brauchen nicht typisch rythmischen Bewegungen zu gelten, sondern auch solchen, welche ich geneigt bin als »probierende» zu bezeichnen. Solche »probierende» Bewegungen sind z. B. für *Lumbriculus* charakteristisch.

Die rythmische Eigenschaft der Hinterkörperbewegungen der *Tubificiden* geht völlig klar aus den Tabellen über die verschiedenen Experimente hervor. Die Schnelligkeit wechselt, wenn die äusseren Bedingungen sich ändern, sind diese aber stabil, so ist auch der Frequenzwert stundenlang derselbe. Es ist jedoch angebracht, schon hier zu betonen, dass es mit unerhörten Schwierigkeiten verbunden ist, diese konstanten Bedingungen zu erhalten, infolge der ständig wirksamen O_2-Zehrung, der Empfindlichkeit der Tiere gegen Reizungen mechanischer Art, u. s. w.

Um die ziemlich grosse Konstanz der Rythmik zu zeigen, habe ich folgende Werte aus Tab. II (S. 55) vom 1.VII. 1919 nach dem Wasseraustausch (in der Tabelle mit vertikaler fettgedruckter Linie angegeben) angeführt. Die O_2-Konzentration war (am folgenden Tag) 4,6 cm.³ pr. l.; der CO_2-Gehalt 2,6 cm.³ pr. l.

	Einwirkungszeit:	0′	130′	210′
	Temp. °C.	+ 14,8	+ 14,7	+ 14,7
Limnodrilus:	Nr. 2.	0	0	0
	Nr. 4.	48	44,8	46,2
	Nr. 8.	0	0	0
	Nr. 9.	33,2	32,3	30,2
Tubifex:	Nr. 1.	65,2	58,3	51,3
	Nr. 3.	0	0	0
	Nr. 5.	56,8	40,8	45,8
	Nr. 6.	79,5	83,3	73,2
	Nr. 7.	74,7	69,0	69,8

Jeder dieser Frequenzwerte repräsentiert die Anzahl Schwingungen (= eine Bewegung von der einen Seite der Ebene zur andern), welche das Tier unter 30″ ausführte und ist die Durchschnittssumme von 5—10 oder mehr Teilbeobachtungen, welche zu dem infragekommenden Zeitpunkt gemacht wurden. Die angeführte Werte, welche aufs Geratewohl gewählt waren, sind auffallend konstant, besonders wenn man die unerhörte Empfindlichkeit der Tiere gleichzeitig mit in Berechnung zieht.

Das auch die einzelnen Teilbeobachtungen unter sich gut übereinstimmen, beweisen folgende Zahlen, die den Zahlen in der ersten Kolonne (den Beobachtungen nach Wasseraustausch) der vorher angeführten Werte zu Grunde liegen. Mit M meine ich die Durchschnittssumme der noch nicht umgerechneten ursprünglichen Teilbeobachtungen, die die Zeit für 20 Schwingungen angeben, und mit K diese umgerechnete Durchschnittssumme, nun die Anzahl der Schwingungen in 30″ angebend. Die apnoischen Tiere (Frequenz = 0) sind hier ausgenommen.

Limnodrilus:

Nr. 4: 12,3″, 12,4″, 12″, 12,8″, 12,5″, 12,3″, 13,2″, 12,5″; M = 12,5″, K = 48

Nr. 9: 18,8″, 17,2″, 20,3″, 17″, 17,2″, 18″; M = 18,08″, K = 33,2

Tubifex:

Nr. 1: 9,2″, 9,2″, 9,2″; M = 9,2″, K = 65,2

Nr. 5: 10,5″, 10″, 10,8″, 10,5″, 11,2″, 10,3″; M = 10,55″, K = 56,8

Nr. 6: 6,7″, 6,7″, 7,3″, 7,6″, 7,7″, 7,9″, 7,9″, 8,3″, 7,7″, 7,5″, 7,7″; M = 7,54″, K = 79,5

Nr. 7: 8,3″, 7,9″, 7,8″, 7,6″, 7,7″, 8,1″, 8,0″, 8,7″, 7,9″, 8,3″; M = 8,03″, K = 74,7

Wie ohne weiteres aus dem hier angeführten zu ersehen ist, muss man die respiratorische schwingende Hinterkörperbewegung der *Tubificiden* als *rythmisch* bezeichnen. Dass die Bewegungen rythmisch sind, ergibt sich natürlich schon unmittelbar bei blosser Beobachtung. Unter extremen Bedingungen kann die Rythmik weniger ausgeprägt werden, aber der rythmische Einschlag ist immer vorhanden. Ich habe die statistischen Berechnungen nicht so weit ausgedehnt, dass ich auch die Dispersion u. s. w. berechnet hätte. Die angeführten Werte demonstrieren genügend, dass der Durchschnittswert kein, wenigstens nicht in höherem Grade, artificielles Produkt ist. Später, wenn Gründe für die Richtigkeit der Durchschnittswerte vorliegen, werde ich das genauer beleuchten.

Ungeachtet derselben äusseren Bedingungen sind indess bestimmte Unterschiede in der Frequenz zwischen den verschiedenen Individuen vorhanden. Jedoch sind diese individuellen Unterschiede in ein und derselben Art nicht besonders gross, und beruhen wohl auf der Grösse des Tieres, was ich nicht untersucht habe. Aber davon abgesehen, existieren ziemlich ausgesprochene Unterschiede zwischen den beiden Gattungen *Tubifex* und *Limnodrilus*. Bei den *Tubifex*-Individuen ist die Frequenz unter denselben Bedingungen zwei- oder mehrfachgrösser als bei *Limnodrilus*. Dieser Unterschied ist so ausgesprochen, dass ich schon hierdurch mit grosser Sicherheit sagen konnte, welcher Gattung das Versuchstier angehörte, eine Bestimmung, welche ich stets kontrollierte und bei der folgenden mikroskopischen Untersuchung bekräftigt fand. Jedoch gibt es in den beiden Gattungen Individuen, welche in bezug auf die Frequenz Übergänge bilden, weshalb der Unterschied mehr quantitativ als qualitativ ist. Übrigens verweise ich auf die angeführten Frequenzzahlen, die für *Limnodrilus* sowohl wie für *Tubifex* gelten.

In meinen Experimenten habe ich mit Vorliebe *Limnodrilus* benutzt. Dessen Frequenz ist auf Grund der ebengenannten Ursachen natürlich leichter zu registrieren, und ausserdem hat *Limnodrilus* eine Reihe andrer Eigenschaften, welche ihn zum Versuchsobjekt geeigneter machte. *Tubifex* benutzte ich hauptsächlich, um die bei *Limnodrilus* gewonnenen Resultate zu bekräftigen. Nur in dem Falle, wo ich den Unterschied zwischen den beiden Gattungen schärfer bestimmen wollte, musste ich auch *Tubifex*-Individuen im Experiment benutzen.

Gewisse Unregelmässigkeiten im Rythmus kommen auch unter normalen Verhältnissen vor, z. B. bei der Exkrementabsetzung, wenn der freie Teil des Hinterkörpers eine Reihe charakteristischer Bewegungen ausführt, welche an die Röhrenbaubewegungen erinnern (s. S. 6), jedoch ohne dass das Tier sich hinunter in den Schlamm zieht, wie es bei diesen letzteren der Fall ist. Das Drücken des Hinterkörpers gegen die Schlammoberfläche und die in *distaler* Richtung laufenden Ösen, haben offenbar die Aufgabe, die Exkremente hervorzupressen, welche die Form von feinen Fäden oder Zylindern haben, die sich oft mittels eines Schleimes an Gegenstände der Umgebung festkleben. Manchmal jedoch sind die Störungen nicht so weitgehend, sondern beschränken sich auf ein vollständiges oder teilweises Sistieren der Rythmik; durch diesen Umstand könnte man möglicherweise glauben, dass auch

die normale Rythmik, eine, wenn auch ruhigere und regelmässigere, nutritive Peristaltik repräsentieren könnte. Dagegen ist in erster Linie zu erwähnen, dass die normalen rythmischen Wellen von hinten nach vorn wandern, während die vorherbesprochenen Bewegungen und Ösen in Übereinstimmung mit ihrer Aufgabe von vorn nach hinten gehen. Ausserdem kann die Exkrementabsetzung sehr schnell ohne irgendwelche Bewegung des Hinterkörpers verlaufen. Man kann mit blossem Auge deutlich erkennen, wie der Darminhalt schnell nach hinten in den Darm gepresst wird, genau wie eine Hg-Säule in dem Thermometer bei schnell steigender Temperatur. Andrerseits bewegt sich der Hinterkörper rythmisch, ohne dass gewöhnlich gleichzeitig ein Detritusinhalt in dem distalen Teil des Darmes zu sehen ist. Aus diesen Gründen ist es ausser allem Zweifel, dass die rythmische Bewegung nicht Zweck nutritiver Peristaltik ist. Um bei den Beobachtungen über die normale respiratorische Rythmik diese vorhin erwähnten Störungen zu vermeiden, habe ich bei der Behandlung der Werte nicht die Zahlen mitangegeben die ich bei Beobachtungen über Tiere im Defaekationsstadium erhielt.

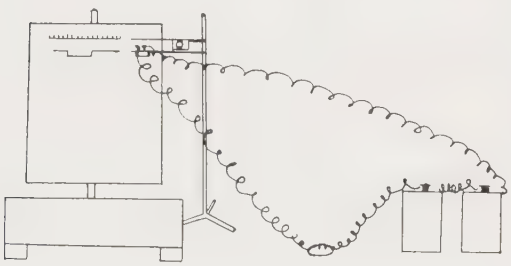

Fig. 4.
Figurerklärung im Text.

Ein anderes störendes Moment sind mechanische Reizungen, denen gegenüber die Tiere eine enorme Empfindlichkeit zeigen. Diese Sache macht das Experiment in höchstem Grade zu einer Geduldsprobe und ist möglicherweise die Ursache zu Unregelmässigkeiten in den Zahlen. Eine einzelne mechanische Reizung übt jedoch keine längere Zeit persistierende Veränderung auf die Rythmik aus. Die Temperatur hat auch grossen Einfluss. Es ist deshalb wichtig, bei der Beurteilung der Frequenz Rücksicht auf die zur Zeit herrschende Temperatur zu nehmen.

Bei den Frequenzbestimmungen wandte ich den Chronographen an. Dieser ist zwar bequem, geriet aber bei häufigem Gebrauch leicht in Unordnung; und für diese Untersuchung waren tausenderlei Zeitbestimmungen erforderlich. Waren die Chronographen in Unordnung, so brauchte ich statt ihrer eine andere Einrichtung (Fig. 4), welche aus einem Kymographen mit geschwärztem Papier, zwei Trockenelementen, dem Hammer von Neef, einen im Strom eingekoppelten Strombrecher (ein Druckknopf) und der Uhr von Jaquet bestand, das ganze gemäss der Figur 4. angeordnet. Beim Gebrauch setzte ich den Kymographen in Gang, während ich bei jeder Partialbeobachtung den Strom schloss für so lange Zeit, als erforderlich war, um 20 Schwingungen bei dem beobachteten Tiere zu zählen. Diese Zeit wurde registriert von dem Hammer und mit Hilfe der Uhr bestimmt. Der Apparat funktionierte immer, war aber sehr unbequem.

Die Bewegung ist wellenförmig, aber mit fortschreitenden Wellen. Insofern ist es nicht ganz richtig, wenn Ch. Bonnet (cit. v. Wagner, 1906) die rythmischen

Bewegungen der *Tubificiden* mit der Wellenbewegung einer Violinsaite vergleicht, da wir in letzterem Falle es mit einer stehenden Wellenbewegung zu tun haben. Die Wellen gehen immer von der Hinterkörperspitze aus u. zw. *vorwärts*, nicht »distalwärts» wie Wagner (l. c., S. 305) glaubt, und erstrecken sich über den ganzen freien Teil des Hinterkörpers.

Die Wellen schwingen in einer Ebene. Ich machte genaue Beobachtungen, um zu konstatieren, ob die Bewegung möglicherweise schraubenförmig wäre, aber mit gänzlich negativem Resultat. Ich konnte höchstens entdecken, dass die Ebene unbestimmter ist bei geringer O_2-Menge, weil dann ziemlich oft distalwärts verlaufende Ösen und scharfe Biegungen auftreten, aber diese unregelmässige Rythmik kann ebensowenig als schraubenförmig angesehen werden, wie die in einer Ebene schwingende normale Rythmik.

Die nächste Frage ist, in welcher Ebene die Wellen schwingen, ob diese Ebene in dorsoventraler Richtung fixiert ist, oder von rechts nach links resp. umgekehrt, oder ob sie überhaupt nicht fixiert ist. Das ist sehr schwer zu bestimmen, da Rücken- und Bauchseite nicht leicht zu unterscheiden sind. Jedoch sind bei *Limnodrilus* auf der Ventralseite makroskopisch zu unterscheidende Organe, wahrscheinlich Drüsen, vorhanden, denenzufolge es möglich ist, sich eine Meinung über die Bewegungsebene zu bilden. Die Bewegung läuft in dorsoventraler Richtung, ganz wie es der Fall ist bei den schwimmenden und respiratorischen Bewegungen der *Hirudineen* und bei den rythmischen Bewegungen der *Chironomiden*-Larven, welche in dieser Hinsicht leicht zu beobachten sind. In bezug auf die *Tubificiden* muss ich dagegen einen Vorbehalt machen für etwaige Fehlerhaftigkeiten.

Da das Tier bilateral gebaut ist, könnte man erwarten, dass diese Bewegung auch eine Reihe Verschiedenheiten in den beiden entgegengesetzten Lagen der Schwingungsebene zeigt, nämlich dass die Schwingung in ventraler Richtung eine etwas andre Form und Geschwindigkeit als die Schwingung in dorsaler Richtung haben muss. Dies ist mir auch gelungen ziemlich sicher festzustellen. Die effektive Bewegung ist nach der Bauchseite gerichtet, während die Bewegung nach dem Rücken zu langsamer verläuft. Der Unterschied ist jedoch minimal, und ich konnte ihn erst nach äusserst genauen Beobachtungen feststellen.

Wenn sich der Hinterkörper des Tieres in schräger Stellung zur Schlammoberfläche befindet, ist die Ventralseite nach unten gewandt: die effektive Bewegung ist also nach unten gerichtet, und die Ebene dieser Bewegung ist also in der Vertikalebene fixiert. Ebenso ist die effektive Bewegung in der Rythmik der *Chironomiden*-Larven, bei welchen der Unterschied der beiden Schwingungen stärker ausgeprägt ist, nach der ventralen Seite gerichtet. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den *Tubificiden* gehen jedoch die Wellen distalwärts bei diesen Tieren, die im allgemeinen in der Schlammoberfläche in hauptsächlich horizontalverlaufenden Röhren oder Gängen leben, wo sie, ohne zu wandern, in unablässiger Rythmik in vertikaler Richtung oscillieren.

Nun sollte man vielleicht annehmen, dass die respiratorische Bewegung der

Tubificiden in erster Linie mit Rücksicht auf die Vertikalebene fixiert ist und dass die dorsoventrale Ebene erst in zweiter Linie kommt. Unter bestimmten Verhältnissen fallen die beiden Ebenen nicht zusammen, wie z. B. in folgendem Fall. Die *Tubificiden* zeigen bisweilen respiratorische Rythmik, ohne Schlamm zur Verfügung zu haben. Dann richten sie, wenn sie über eine Glasfläche kriechen, den Hinterkörper nicht vertikal aufwärts, wie sonst, sondern halten ihn in einer Höhe von nur cirk. 2—3 mm. über der Unterlage. Es ist klar, dass der Hinterkörper dabei bei jeder rythmischen Wellenbewegung die Unterlage berühren muss. Dabei verläuft manchmal die Bewegung in horizontaler Ebene; denn das Tier versucht durch eine Torsion des Hinterkörpers von 90° dem Missverhältnis abzuhelfen. Auch dabei scheint ein Unterschied in der Bewegungsform der dorsalen und ventralen Seite der Ebene vorhanden zu sein. Um betreffs der *Tubificiden* diese Fragen sicher klarstellen zu können, muss als passendes Studienobjekt eine Form mit leichterkennbarem äusseren Merkmalen angewandt werden, z. B. *Branchiura*, welche dorsal und ventral mit Kiemen versehen ist, oder *Hesperodrilus*, welcher ähnliche Bildungen lateral hat. Bei den *Chironomiden*-Larven konnte ich ohne weiteres Torsionen konstatieren, von einem Typus, wie er oben bei den *Tubificiden* beschrieben ist.

Die Grösse der Amplituden zu messen ist sehr schwer, und es ist mir auch nicht gelungen. Eine ganz zuverlässige Projizierungsmethode ist nicht leicht zu erreichen: denn die Tiere drehen sich sehr oft und damit zugleich auch die Schwingungsebene. Jedoch scheinen nach meinen Beobachtungen keine grösseren Veränderungen in den Amplituden zu existieren. Sie sind unter den verschiedensten Umständen gleichgross, auch in den verschiedenen Regionen des Hinterkörpers. Die Folge ist, dass, wenn das Tier sich hoch über den Schlamm streckt, der Hinterkörper mehr Wellenbewegungen gleichzeitig aufweist, als wenn sich nur ein kleiner Teil des Hinterkörpers über den Schlamm hinausstreckt.

Bald merkte ich während des Experimentes, das es angebracht war, den Teil des Tieres zu messen, welcher sich über der Schlammoberfläche befand. Dieser Teil (= »Hinterkörper» s. S. 6.) wechselte nämlich bei demselben Individuum ausserordentlich in der Länge unter verschiedenen Bedingungen, ohne dass z. B. mechanische Reizungen dafür verantwortlich gemacht werden können. Bei O_2-Reichtum verschwinden die Tiere im Schlamm, weil dabei der Hinterkörper stark kontrahiert wird, während sie bei O_2-Mangel denselben sehr hoch über die Schlammoberfläche in die Wasserschicht hinausstrecken. Um diese Bewegung zu registrieren benutzte ich ganz einfach einen Zirkel, womit ich ausserhalb des Glasgefässes in welchem die Tiere waren, die Länge derselben mass. Dabei hielt ich das Auge in konstantem Abstand ungefähr 10 cm. von der Glaswand. Es waren offenbar ziemlich grobe Schätzungen, die ich erhielt, und die geringeren Unregelmässigkeiten betreffs der Länge, sind sicher ohne weiteres als Beobachtungsfehler zu bezeichnen. Wir werden jedenfalls finden, dass diese Technik dem Bedarf vollkommen entspricht.

Die wichtigsten Bewegungen, welche der Hinterkörper der *Tubificiden* zeigt, und welche in diesem Teil untersucht und analysiert werden sollen, sind demnach die rythmische Bewegung und die Längenveränderungen des sichtbaren Teils.

Die Reaktionen der Tubificiden auf Wechsel im O_2-Gehalt.

Ich habe anticipiert, dass die vorher beschriebenen Bewegungen respiratorischer Natur sind. Um das zu beweisen, habe ich experimentell-physiologische Methoden benutzt. Ich werde jetzt zu einer Beschreibung der hierhergehörigen O_2-Experimentserie übergehen, und will erst die allgemeinen Vorbereitungen für die Experimente besprechen.

Ich hatte dabei die Tiere getrennt in »Kulturen» und zwar je eins in Präparatröhren, die 5 cm. hoch und 2 cm. im Diameter waren. Als Nahrungssubstrat wurde in die Präparatröhren Schlamm von derselben Wasseransammlung gefüllt, in welcher sie vorher gelebt hatten. Die beiden *Tubificiden*-Arten, die ich brauchte, waren in unzähliger Menge in dem vorher erwähnten Teich auf dem Helgonabacken in der Nähe der Universitätsbibliothek in Lund vorhanden. In diesem Teich, der äusserst saprobisiert ist, besteht der Boden aus einem übelriechenden, schwarzen Schlamm, in dem die Tiere ausgezeichnet gedeihen. Jedoch verschwand, wie gesagt, im Zusammenhang mit dem Aufkommen einer kräftigen *Lemna*-Wucherung diese individuenreiche *Oligochaeten*-Fauna. Deshalb holte ich mein Untersuchungsmaterial aus dem botanischen Garten, wo in den Kübeln mit *Nymphaea, Calla, Marsilia* etc. es ebenfalls dieselben *Tubificiden*-Arten in grosser Menge gab. Um für die Kulturen angewandt werden zu können, musste der Schlamm auf eine besondre Art behandelt werden. Weil die Tiere in dem für sie geeigneten Schlamm in grosser Menge vorhanden waren, entstanden bei der Anordnung der Kulturen gewisse Schwierigkeiten, einen tierfreien Schlamm zu erhalten, was unbedingt notwendig war, um alle Verwechslungen zu vermeiden. Anfangs versuchte ich unter dem Präpariermikroskop alle Tiere aus dem Schlamm herauszulesen. Diese Prozedur kostete Zeit und führte zu keinem Resultat. Dann benutzte ich eine erfolgreiche Methode, welche einfach und zeitsparend war. Die Tiere sind in einem Schlammpfeiler immer an der Oberfläche zu finden während in den tieferen Schichten nur ausnahmsweise ein Tier zurückbleibt. Ich benutzte nun als Substrat nur diesen unteren Teil des Schlammpfeilers nachdem der Schlamm einige Zeit in einem Zylinder unter Wasserspülung gestanden hatte. Auf der andern Seite hatte diese Prozedur den Vorteil, dass die Tiere, die als Untersuchungsobjekte dienten, sich in einem kleinen Volumen konzentrierten und deshalb leichter herauszulesen waren.

Die Experimentkulturen wurden bis zum Rande mit Schlamm gefüllt. Dies ist von grösster Wichtigkeit. Ich habe vorher schon das O_2-Zehrungsvermögen des Schlammes besprochen. War die Röhre nur zum geringeren Teil mit Schlamm gefüllt, wodurch eine enge hohe Röhrenmündung entstand, so hatte die O_2-Zehrung zur Folge, dass in der Röhrenmündung O_2-ärmeres Wasser stagnierte. Das Ergebnis war, dass sich das Tier in einer niedrigen O_2-Konzentration befand, die nicht von der O_2-Analyse, die sich auf das Wasser in dem Aquarium ausserhalb der Röhren bezog, erreichbar war. Dieser Unterschied wurde grösser, je höher die Röhrenmün-

dung war. Hiermit war eine Reihe merkwürdiger Konsequenzen verbunden. Bei O_2-Mangel verlassen die Tiere, wenigstens *Tubifex* in der Regel, ihre Kulturen. Demnach wurde diese Räumungstendenz stärker, je höher die Röhrenmündung war. Um diese Auswanderung zu verhindern, musste die Röhre bis an den Rand mit Schlamm gefüllt werden. Wenn ich diesen Umstand in Betracht zog, verhielten sich die Tiere im allgemeinen sehr ruhig.

Im Anfang benutzte ich in den Experimenten Wasser aus dem Teich in dem die Tiere gelebt hatten. Aber bald fand ich, dass diese Massregel nicht die geringsten Vorteile, dagegen nur Schwierigkeiten mit sich brachte. Das Wasser war, wie schon gesagt, in höchstem Grade verunreinigt. Das hatte eine äusserst schnelle O_2-Zehrung, schneller als sonst, zur Folge, ein Umstand, der oftmals in hohem Grade die Laborationen erschwerte. Die Tiere reagierten indessen in genau derselben Weise auf Wasserleitungswasser, und um das Resultat sicherzustellen, liess ich die Tiere immer einige Zeit sich in diesem aufhalten (mit Schlamm), ehe ich sie als Experimentstiere benutzte. Dass die Tiere nicht den geringsten Schaden leiden durch Einwirkung von O_2-reichem Wasser habe ich übrigens bereits gesagt.

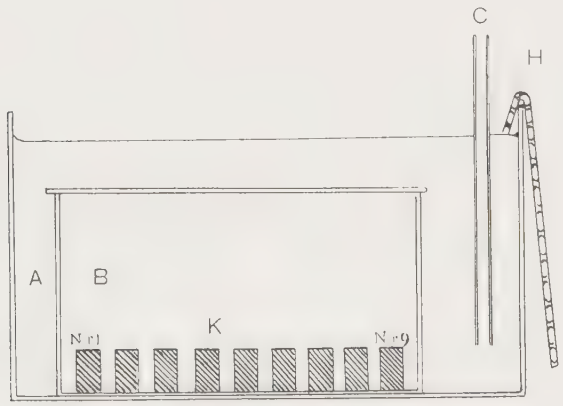

Fig. 5.

A = Aussengefäss; B = Experimentgefäss; K = Experimentkulturen; C = Wasserhahn; H = Heber.

In den Experimenten hatte ich stets mehrere Kulturen, um Zufälle zu vermeiden, welche sich in den Reaktionen des einzelnen Tieres geltend machen könnten. Die Kulturen wurden in Aquarien (= »Experimentgefässe») gesetzt. Damit ein Experiment gelingen sollte, war konstante Temperatur von grosser Bedeutung. Das Experimentgefäss wurde in ein grösseres Aquarium (= »Aussengefäss») gesetzt, in welches von unten aus Kühlwasser aus der Wasserleitung eingelassen wurde und zwar so, dass die Zulaufsröhre in das Wasser des Aquariums eintauchte, wo sie in der nächsten Nähe des Bodens ausmündete. Der Wasserüberschuss wurde von der Wasseroberfläche tropfenweise (dazwischen Luftblasen) mittels eines diskontinuierlichen Hebers abgelassen (s. Fig. 5.). Durch diese Kühlanordnung war für eine gleichmässige Temperatur gesorgt, die sich auch bei geringer Spülung der des Wasserleitungswassers gleich hielt. Die Temperatur war von dem Thermometer in dem Experimentgefäss abzulesen.

In der Experimentserie, die ich hier referieren will, benutzte ich als Experimentgefäss ein Aquarium, das 4 l. umfasste. Dies enthielt 9 Versuchskulturen und war bis an den Rand mit Wasser gefüllt und mit einer Glasscheibe verschlossen, die die Flüssigkeitsoberfläche direkt berührte, ohne dass Luft im Gefäss zurückblieb. Die Fugen waren mit Vaselin verdichtet. Ich veränderte in dieser O_2-Experiment-

		Dat.	27/6 1919					28/6					29/6						
		Ewz.	140	220	300	1170	1340	10	115	250	1165	1415	12	122	232	1112	1357	0	115
		Temp.	15,1	15,3	15,3	15,3	14,9	16	15	15	15	15	17	14,9	14,9	14,7	14,7	15,7	14,7
L.	Nr 2	l.	< 1	< 1	2	1,5	1,5	2	3,5	5	4	4,5	4	5	6,5	5	5	4,5	5,5
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nr 4	l.	2	1	< 1	< 1	< 1	3	2	2	3,5	—	5,5	3,5	—	3,5	4	5	2
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	35,7	—	0	29,7	—	35,1	42	45	38,2
	Nr 8	l.	< 1	3	2	2	3	5	5	4,5	1,5	4	4	6	8	3,5	7	6,5	9
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nr 9	l.	< 1	< 1	2	1	1	< 1	2,5	3	2,5	3	4	4,5	5	3	4,5	5	4
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25,5
T.	Nr 1	l.	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	—	1,5	4	2	3	2	3	3,5	2	3	5	4
		f.	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0	45,5	0	0	0
	Nr 3	l.	—	—	—	1	< 1	2	3	1,5	2	3	2,5	4	4	3,5	4	5	6,5
		f.	—	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nr 5	l.	< 1	1	< 1	1	< 1	3	1,5	1	—	3	2,5	3,5	4	4	3	4	3,5
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nr 6	l.	< 1	1,5	1,5	1	1	2	2	2	1,5	2	3	3	3,5	2	3	< 1	2
		f.	51	0	0	51,3	0	0	0	53,6	61,9	45,8	0	0	0	69	60,5	82,2	77,9
	Nr 7	l.	< 1	1,5	< 1	< 1	1	1,5	2	2	2,5	3	4	3	3,5	3	3	2	3
		f.	0	0	0	0	0	70,6	0	0	0	0	0	70,6	0	58,8	60	64,5	56,1
Cm.³ O_2 pr. l.							26,2					14,6					10,6		
Cm.³ CO_2 pr. l.							2,2					2,2					2,3		

Forts.

		Dat.	5/7				6/7 *		12/7					13/7		14/7	15/7		
		Ewz.	1170	1325	5	185	1145	1315	70	175	320	440	580	1110	1285	85	1000	1260	1370
		Temp.	14,5	14,3	16,2	14,5	14,5	14,5	16,3	15,4	15,5	15,5	15,5	15,5	15,5	15,5	15,5	15,2	15,5
L.	Nr 2	l.	11	12	12	12	18,5	20	14,5	18	19	26,5	20	21,5	21	13	26	24,5	28,5
		f.	42,2	40,8	43,8	40,8	49,2	48	44,8	51,7	46,2	47,4	47,7	50,4	47,4	45,5	46,9	45,8	43,2
	Nr 4	l.	8,5	6	8,5	10	11,5	12,5	19,5	18,5	19	20	18,5	24	24	15	19,5	27	30
		f.	44,8	44,4	64,5	48,4	55	56,6	61,9	66,7	66,7	65,9	63,2	60,5	61,2	65,2	63,8	54,5	58,8
	Nr 8	l.	11	9,5	12,5	15	17,5	20	19	19	21,5	—	24,5	25	22	18	28,5	29	28
		f.	41,1	41,1	40,8	42	44,8	45,8	54,5	51	55	—	55	53,2	52,6	48,8	48	45	40,5
	Nr 9	l.	11	10	13,5	19	21	22,5	15	18,5	—	—	25	15	28	15	30	39	40
		f.	41,7	40,8	44,1	49,2	52,2	53,6	55,6	56,1	—	—	51,7	42,9	44,8	48,4	49,2	49,6	43,8
T.	Nr 1	l.	8	7	10	11	12	12,5	—	—			—	-	—	—		—	
		f.	63,2	62,5	88,2	77,9	68,2	67,4	—	—				--		—	-	-	—
	Nr 3	l.	6,5	8	11,5	9,5	9,5	12,5		—	-		—		-			—	
		f.	69,8	58,8	66,7	69,8	70,6	70,6	—	—	—	—	—		-		—	—	—
	Nr 5	l.	8,5	6	13,5	13	16	14,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		f.	65,2	64,5	80	69,8	74,2	75	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Nr 6	l.	11	10	11	14,5	a.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		f.	81,1	80	84,5	84,5		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-	-
	Nr 7	l.	8,5	8,5	11	14	a	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		f.	62,5	62,5	75,9	72,3		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cm.³ O_2 pr. l.				2,2				1,1							0,32				0,23
Cm.³ CO_2 pr. l.				2,1				3,3							7				4,1

2/7									3/7									4/7			
225	1130	1350	0	130	210	1120	1322	5	140	245	1215	1370	3	145	225	1130	1340	0	115	215
14,-	14,-	14,-	14,-	14,-	14,-	14,7	14,9	15,3	14,-	14,-	14,6	14,8	17,5	14,7	14,7	14,7	14,6	18	14,5	14,5
10 0	6 0	8,5 0	8 0	11 0	12,5 0	12 0	9,5 0	10 0	16 0	12 0	14 0	16,5 0	7,5 0	15 0	16,5 0	12 37,5	10 39	10,5 40	8,5 35,5	4,5 38,7
5 39,2	5 45	5 42,9	5 48	4 44,8	6,5 46,2	4 46,2	5 53,2	5,5 46,9	4 37,3	4 39	5 39,2	4 43,5	— —	6 43,2	5,5 42,9	6,5 42,2	6 45	— —	6 51,3	8 51,7
10 0	10 0	8,5 0	10 0	11 0	15 0	11,5 0	12 0	11,5 0	13 0	16 0	15 0	17,5 0	15,5 0	19 0	17,5 0	7 28,2	11 34,3	12,5 41,4	12 35,3	13 37,5
5 25,3	4,5 30,6	4 36,1	6,5 33,2	5 32,3	6,5 30,2	6,5 37,5	5 40,5	5 35,3	5 36,1	7 37,5	9 29	6,5 33	6,5 45	10 34,7	10 34,4	9 39,2	10 42,9	7,5 51,3	8 38,7	9 39,2
3,5 46,9	1,5 48,4	3 55	3 65,2	3,5 58,3	4 51,3	3 66,7	2,5 72,3	4 83,3	3 70,6	4 64,5	4 63,2	3,5 69,8	5 93,8	3,5 74,2	5 58,8	5 66,7	6,5 63,8	6,5 105,3	4,5 75,9	7 58,-
4,5 0	7 0	6 0	7,5 0	8 0	10,5 0	9,5 0	8,5 0	10 0	10 0	10,5 0	10 0	11 0	7,5 0	13,5 0	11 0	6 65,2	6 58,8	5,5 89,6	5 64,5	6,5 63,2
3 0	3 37	3 45,5	3 56,8	4 40,8	3,5 45,8	4 50,4	3,5 65,9	5 55,6	3,5 57,1	3 56,1	5 64,5	4 66,7	4 105,3	4,5 66,7	5 74,2	7 53,2	7 56,6	5 78,2	5 63,8	4,5 67,4
2,5 75	3 74,2	3 71,4	3,5 79,5	2 83,3	3 73,2	3 85,7	3,5 85,7	3 91	4 84,5	3,5 87	7,5 77,9	4 84,5	8 107,1	5 91	5,5 80	6,5 80	5,5 80	5 113,2	8,5 72,3	10,5 75,9
3 61,2	2 65,2	2,5 60	3 74,7	4 69	3,5 69,8	4 71,4	3,5 69	3 75,9	4 70,6	3 72,3	4 70,6	4 72,3	6,5 91	6 57,7	5,5 59,4	7,5 57,7	6 68,2	5 100	6 69	9,5 74,2
		6,7					4,6					3,9					2,8			
		2,3					2,6					2,5					2,2			

6/7							7/7								
10							205				285	1180	1285	1395	
16,8							14,7				14,5	14,7	14,7	14,6	
	10,5 36,6	4,5 0	8 31,7	8 33,9	11,5 35,7			10,5 28,2	13 35,7		— —	7,5 0	5 0	14,5 0	
			— —				16,5 46,9	19 0	15 47,4		13 43,2	9 0	13,5 0	9,5 0	
	14,5 35,3		15,5 36,1		17 32,8			14,5 0			— —	5 0	16 0	— —	
17 52,2		17,5 47,7		22 41,7		23 48,4		22 36,6			— —	16 25,9	4,5 0	4,5 0	
18,5 84,5	11 75,9	15 76,9	18 74,2	19,5 u.	21,5 u.	23,5 84,5	23 u.	20 u.	21 61,4	22,5 u.	— —	— —	— —	a.	
	9 54,1		10 63,2		13,5 67,4		23,5 64,5		23 69		— —	— —	— —	a.	
		15,5 81,1		19 u.				— —			— —	— —	— —	a.	
		— —						— —			— —	— —	— —	— —	
											— —	— —	— —	— —	
														0,06	
														12,4	

TABELLE II.

Die Werte der O_2-Eperimentserie nach der »Wasseraustauschmethode»; Zwischenobservationen angeführt (s. Text). *L.* = *Limnodrilus; T.* = *Tubifex;* Dat. = Datum; Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; Temp. = Temperatur in + ° C; l. = Länge des freien Hinterkörpers in mm.; f. = Frequenz: Anzahl der Wellen pr. $^1/_2{}'$ (eine Welle = eine Schwingung von der einen Seite zur andern); a. = ausgewandert; u. = unruhig; jede fettgedruckte, vertikale Linie bedeutet, dass dann Wasseranalyse und Wasseraustausch erfolgte; betr. * s. Text. S. 55.

serie, die Anlass zur Tab. II gab, die O_2-Konzentration durch die »Wasseraustauschmethode». Dabei verfuhr ich in der Weise, dass ich durch ein vollständiges Austauschen des alten Wassers mit neuem die O_2-Konzentration in dem Experiment wechselte. Dann liess ich die Tiere 24 Stunden in diesem neuen Wasser verweilen um sicher zu sein, dass sie sich an die neuen Verhältnisse gewöhnt hatten, was daraus zu beurteilen war, ob die Reaktionen ziemlich konstant wurden. Deswegen wurden dann und wann Ablesungen gemacht, wonach jedes solches »Partialexperiment» mit einer Analyse auf O_2 und CO_2 abgeschlossen wurde (Abschluss in der Tabelle mit fettgedruckter, vertikaler Linie markiert), nach dem ich kurz vorher eine letzte Ablesung über die Reaktionen der Tiere gemacht hatte.

In dieser Experimentserie dosierte ich O_2 von höheren zu niedrigeren Konzentrationen. Jedoch habe ich in dem letzten Teil der Serie nicht ununterbrochen die O_2-Konzentration verringert, weil es mir zweckmässig schien, die Versuchstiere in höher O_2-gesättigtem Wasser, also in einem »Intermedium», einige Zeit ausruhen zu lassen. Aus dem Grunde ist die Datierung in dem letzten Teil der Tabelle diskontiinuerlich (Anfang der Diskontinuität mit * markiert), weil ich die Tiere aus den in dieser Rubrik (d. $^{6.}/_{7.}$) angegebenen O_2- und CO_2-Konzentrationen, die ich gleichzeitig als ein solches Intermedium ansah, gleich in das Partialexperiment mit dem O_2-freien Wasser (O_2-Gehalt = 0,06 cm.^{3} pr. l.) überführte; darauf gab ich die Tiere wieder (d. $^{7.}/_{7.}$) in ein Intermedium (Wasserleitungswasser; die hierhergehörigen Ablesungen in der Tabelle weggelassen), danach (d. $^{12.}/_{7.}$) in Wasser von einer O_2-Konzentration = 0,32 cm.^{3} pr. l., daraufhin (d. $^{13.}/_{7.}$) wieder in das Intermedium (Wasserleitungswasser; auch die hierhergehörigen Ablesungen in der Tabelle weggelassen), und schliesslich (d. $^{14.}/_{7.}$) in Wasser von einer O_2-Konzentration = 0,23 cm.^{3} pr. l.

In den drei letzten Partialexperimenten wurde ziemlich oder beinahe vollständig O_2-freies Wasser zugesetzt. Dies stellte ich dadurch her, dass ich gekochtes Wasserleitungswasser einige Zeit in einer Glasflasche von 10 l. Inhalt in Berührung mit O_2-absorbierendem Schlamm aufbewahrte. Die O_2-Zehrung verfolgte ich sorgfältig mit der O_2-Analyse, um eine Akkumulation von anaëroben Stoffen, nach dem Verschwinden des O_2, nicht zu weit kommen zu lassen. Diese können also nicht die Ursache der Reaktionen der Tiere sein. Auch die CO_2-Konzentrationssteigerung hat im ganzen nichts zu bedeuten, wie ich in den CO_2-Experimenten zeigen werde.

Bei dem Wasseraustauch war grösste Vorsicht erforderlich, damit die Tiere nicht allzugrossen mechanischen Störungen ausgesetzt wurden. Dazu kommt ein Nachteil, dass die O_2-Zehrung sich immer geltend macht und dass dieser Umstand bei niedrigen O_2-Konzentrationen mehr bedeutet als bei höheren, weil in dieser Phase der Serien selbst Konzentrationsveränderungen, die nicht mehr als 0,1 cm.^{3} O_2 pr. l. betrugen, einen unglaublich grossen Einfluss auf die Tiere ausüben, während bei höheren O_2-Konzentrationen Veränderungen von sogar mehreren cm.^{3} wenig Bedeutung haben. Darum haben die Beobachtungen ohne Wasseranalyse nicht denselben Wert, wie die damit kombinierten. Aber jedenfalls sind diese vor-

herigen »Zwischenobservationen» doch von Bedeutung, insofern als man mit ihrer Hilfe kontrollieren kann, ob Unregelmässigkeiten, die sich in den mit Wasseranalyse kombinierten Beobachtungen zeigen, von zufälliger oder stabiler Natur sind.

Als Versuchstiere habe ich *Limnodrilus* und *Tubifex* benutzt. Bei niedrigen O_2-Konzentrationen wandern die *Tubifex*-Individuen aus ihren Kulturen aus, weswegen ich in den beiden nächstletzten Partialexperimenten (0,32 resp. 0,23 cm.^{3} O_2 pr. l.) als Versuchstiere nur die *Limnodrilus*-Individuen benutzte. Die *Tubifex*-Individuen waren ja schon in vorherigen Partialexperimenten (beachte Datierung!) ausgewandert.

Mit Hilfe dieser Tabelle II habe ich eine Tabelle III zusammengestellt, die

TABELLE III.

	Dat.		$^{28}/_{6}$	$^{29}/_{6}$	$^{30}/_{6}$	$^{1}/_{7}$	$^{2}/_{7}$	$^{3}/_{7}$	$^{4}/_{7}$	$^{5}/_{7}$	$^{6}/_{7}$	$^{13}/_{7}$	$^{15}/_{7}$	$^{7}/_{7}$
	Ewz.		1340	1415	1357	1350	1322	1370	1340	1325	1315	1285	1370	1395
	Temp.		14,9	15	14,7	14,8	14,9	14,8	14,6	14,3	14,5	15.5	15,5	14,6
L.	Nr 2	l.	1,5	4,5	5	8,5	9,5	16,5	10	12	20	21	28,5	14,5
		f.	0	0	0	0	0	0	39	40,8	48	47,4	43,2	0
	Nr 4	l.	< 1	·	4	5	5	4	6	6	12,5	24	30	9,5
		f.	0	—	42	42,9	53,2	43,5	45	44,4	56,6	61,2	58,8	0
	Nr 8	l.	3	4	7	8,5	12	17,5	11	9,5	20	22	28	—
		f.	0	0	0	0	0	0	34,3	41,1	45,8	52,6	40,5	—
	Nr 9	l.	·1	3	4,5	4	5	6,5	10	10	22,5	28	40	4,5
		f.	0	0	0	36,1	40,5	33	42,9	40,8	53,6	44,8	43,8	0
	M	l.	1,5	3,8	5,1	6,5	7,9	11,1	9,3	9,4	18,8	23,8	31,6	9,5
		f.	0	0	10,5	19,8	25,9	19,1	40,3	41,8	51	51,5	46,6	0
	M′	l.	1,5	3,8	4	4 5	5	5,3	9,3	9,4	18,8	23,8	31,6	9,5
		f.	0	0	42	39,5	46,9	38,3	40,3	41,8	51	51,5	46,6	0
T.	Nr 1	l.	< 1	3	3	3	2,5	3,5	6,5	7	12,5	—	—	a
		f.	0	0	0	55	72,3	69,8	63,8	62,5	67,4	—	—	
	Nr 3	l.	< 1	3	4	6	8,5	11	6	8	12,5	—	—	a
		f.	0	0	0	0	0	0	58,8	58,8	70,6	—	—	
	Nr 5	l.	< 1	3	3	3	3,5	4	7	6	14,5	—	—	a
		f.	0	0	0	45,5	65,9	66,7	56,6	64,5	75	—	—	
	Nr 6	l.	1	2	· 3	3	3,5	4	5,5	10	a	—		
		f.	0	45,8	60,5	71,4	85,7	84,5	80	80		—	—	—
	Nr 7	l.	1	3	3	2,5	3,5	4	6	8,5	a	—		
		f.	0	0	60	60	69	72,3	68,2	62,5		—	—	—
	M	l.	0,7	2,8	3,2	3,5	4,3	5,3	6,2	7,9	13,2	—		
		f.	0	9,2	24,1	46,4	58,6	58,7	65,5	65,7	71	-		—
	M′	l.	0,7	2	3	2,9	3,3	3,9	6,2	7,9	13,2	—	—	—
		f.	0	45,8	60,3	58	73,2	73,3	65,5	65,7	71	—	—	—
	Cm.^{3} O_2 pr. l.		26,2	14,6	10,6	6,7	4,6	3,9	2,8	2,2	1,1	0,32	0,23	0,06
	Cm.^{3} CO_2 pr. l.		2,2	2,2	2,3	2,3	2,6	2,5	2,2	2,1	3,3	7	4,1	12,4

Die Werte der in Tab. II (S. 55) behandelten O_2-Experimentserie nach der »Wasseraustauschmethode»; Zwischenobservationen» weggelassen; Bezeichnungen dieselben wie in Tab. II; betr. M u. M′ s. Text (S. 58); Werte, die mit < 1 bezeichnet sind, sind bei den Aufstellungen der Mittelwerte = 0,5 mm. berechnet.

ausschliesslich die mit Wasseranalysen kombinierten Ablesungen umfasst. Auch die Zahlen dieser Tab. III sind nach fallenden O_2-Konzentrationen geordnet. Wie gewöhnlich habe ich zwischen *Tubifex* und *Limnodrilus* unterschieden, und für die beiden Gattungen für Länge und Frequenz zwei Typen von Mittelwerten berechnet, *M* und M^1, über die ich später berichten werde.

Auf Grund der Werte in Tab. III habe ich später eine Anzahl von Kurven (Fig. 7—14) hergestellt, die geeignet sind, die Veränderungen in Länge und Frequenz graphisch zu beleuchten. In diesen Kurven ist ausserdem der Effekt der Rythmik (= die »*Massenverschiebung*»), die im folgenden Kapitel behandelt werden soll, eingezeichnet. Die O_2-Konzentrationen sind als Abszisse abgesetzt, und auf der Ordinate bezeichnet die Grade rechts die Länge, die mittlere die Frequenz und die Grade links die Massenverschiebung.

Wir machen nun eine nähere Untersuchung des Resultates im O_2-Experiment und dabei einen Unterschied zwischen *Limnodrilus* und *Tubifex*. Ich verweise dabei auf die ganz schematische Fig. 6 und auf Tab. III und anschliessende Kurven.

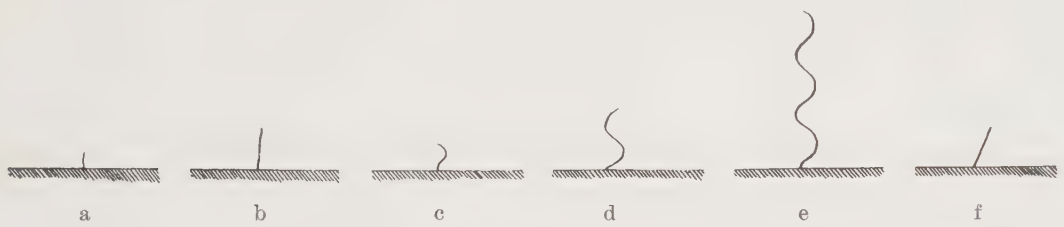

Fig. 6.

Die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene O_2-Konzentrationen schematisch. a. Apnoë; b. Apnoë vor der kompensatorischen Reaktion; c. Eupnoë gleich nach Ablauf der kompensatorischen Reaktion; d. Typische Eupnoë; e. Maximale Dyspnoë; f. Asphyxie.

Die Reaktionen der Limnodrilus-Individuen. Wir können als Hauptresultat der Experimentserie den Beweis ansehen, dass sowohl die *Längenveränderungen wie die Rythmik von respiratorischer Natur sind.* Dies ging auch daraus hervor, dass die Tiere schon während des Ausruhens in den Intermedien und ebenso in den Nachprüfungen immer wieder zu dem normalen Reaktionszustand zurückkehrten, den ich in den Kontrollbeobachtungen der Tiere in Wasserleitungswasser bereits vor Anfang der Serie fand (diese Werte nicht in den Tabellen mitangeführt).

Wir betrachten zuerst die Rythmik und ihre Veränderungen im Verlauf der Serie. Bei höheren O_2-Konzentrationen ist die Rythmik *ganz unterdrückt* und der Hinterkörper ruhig, ein *Apnoëphänomen*, analog dem, was man sehr oft bei Tieren unter hohen O_2-Spannungen findet. Dieser Apnoëzustand wird bei niedrigen O_2-Konzentrationen von der vorherbeschriebenen Rythmik abgelöst, und die Tiere sind nun in *Eupnoë*. Die Grenze zwischen diesen beiden Zuständen liegt bei verschiedenen Individuen in höchst verschiedenen O_2-Konzentrationen. Während eins von den Experimentstieren schon bei 10,6 cm.^{3} O_2 pr. l. Rythmik zeigt, stellt sich diese bei anderen erst bei einem O_2-Gehalt von cirk. 2,8 cm.^{3} O_2 pr. l. ein. Die Rythmik setzt gleich im Anfang auf einmal mit hohen Werten ein. Zwischen apnoischer

Unbeweglichkeit und rythmischer Bewegung existeren keine graduellen Übergänge. Ich habe oftmals den Übergang von Apnoë zur Rythmik beobachtet und ohne Ausnahme konstatieren können, dass die Rythmik sofort mit einer hohen Frequenzziffer anhebt.

In diesem Fall sind die M-Mittelzahlen und M-Mittelkurven irreführend. Wenn man die M-Mittelzahlen in Tab. III prüft, sieht es aus, als hätte man mit sehr niedrigen Initialwerten zu rechnen, die dann allmählich zunehmen. Aber in bezug auf die einzelnen Tiere wird man weder hier, noch irgendwo anders, jemals so niedrige Initialwerte finden, ausser unter besonderen äusseren Bedingungen z. B. niedrige Temperatur, Vergiftungen u. s. w. Dies Missverhältnis der M-Mittelzahlen beruht ganz einfach auf dem vorher erwähnten Umstand, dass die Rythmik bei den einzelnen Tieren bei verschiedener O_2-Konz. beginnt. Wenn man nun wie

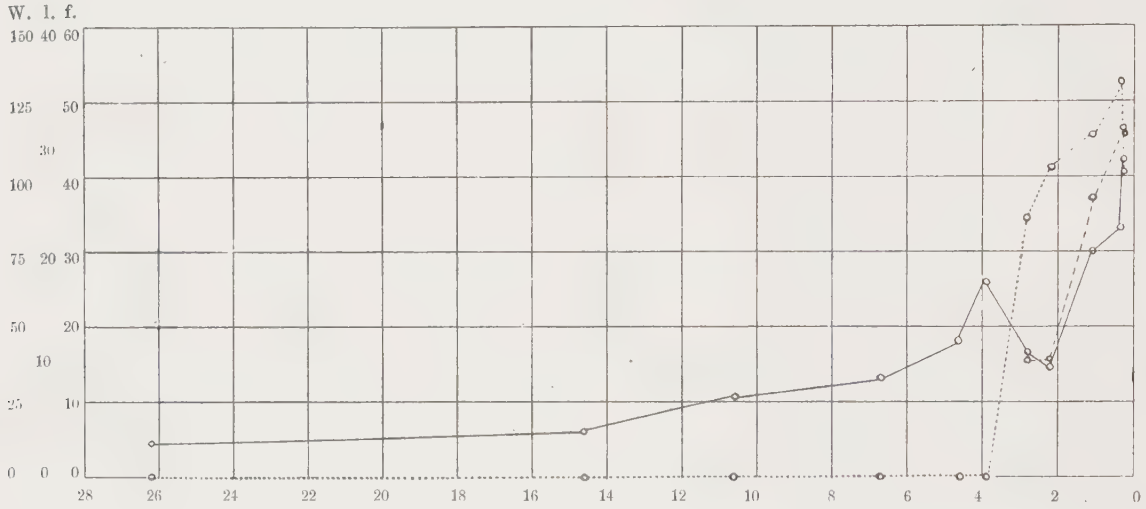

Fig. 7.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 8 auf verschiedene O_2-Konzentrationen. Abszisse = O_2-Menge in cm^3 pr. l.; Ordinate = Frequenz (f, deren Berechnung s. Text), Länge des freien Hinterkörpers (l.) in mm. und relativer Wert der Wasserströmung (W). Frequenzkurve = ... ; Längenkurve = ——————; Wasserströmungskurve = — — — —.

hier die Frequenzsummen von allen Tieren zusammenrechnet, ohne Rücksicht darauf, ob sie Rythmik oder Apnoë zeigen (im letzteren Fall die Frequenz = O), so wirft man eigentlich ganz verschiedene, nicht mit einander graduell verbundene Dinge zusammen. Ich habe dies so eingehend behandelt um ganz klarzulegen, dass ich nicht nach willkürlichen und für meine Deduktionen besonders günstigen Prinzipien verfuhr, eher umgekehrt, als ich die genannte Schwierigkeit zu umgehen suchte durch Konstruktion eines neuen Mittelwertes M^1 und einer auf diesem basierten M^1-Mittelkurve. Bei der Berechnung dieser M^1-Werte habe ich die Tiere, welche Apnoë zeigen, von denen mit Rythmik geschieden und bei der Berechnung von Rythmik und Länge nur Rücksicht auf diese letzteren genommen. Hierdurch

umgeht man die niedrigen, irrationellen Werte in den M-Mittelzahlen. Es kommt aber eine andre Schwierigkeit hinzu, dadurch dass die Frequenz der einzelnen Tiere etwas verschieden ist, was viele Unregelmässigkeiten in der Kurve zur Folge hat. Wir haben es hier mit einem Nachteil zu tun, welcher aus der »Wasseraustauschmethode» folgt, dadurch dass wir trotz aller Vorsicht mit Diskontinuitäten in den CO_2-Konzentrationen und vor allem infolge von mechanischen Reizungen zu rechnen haben. Jedoch bedeuten diese Änderungen in der Frequenz an und für sich wenig, wie ich im folgenden Kapitel zeigen werde.

Wenn die Rythmik eingesetzt hat, weist mit sinkender O_2-Konzentration die Frequenz einen Zuwachs auf, manchmal mit grossen Unregelmässigkeiten, wie bei dem *Limnodrilus*-Individuum Nr. 9 (s. Fig. 8), die jedoch den hauptsächlichen

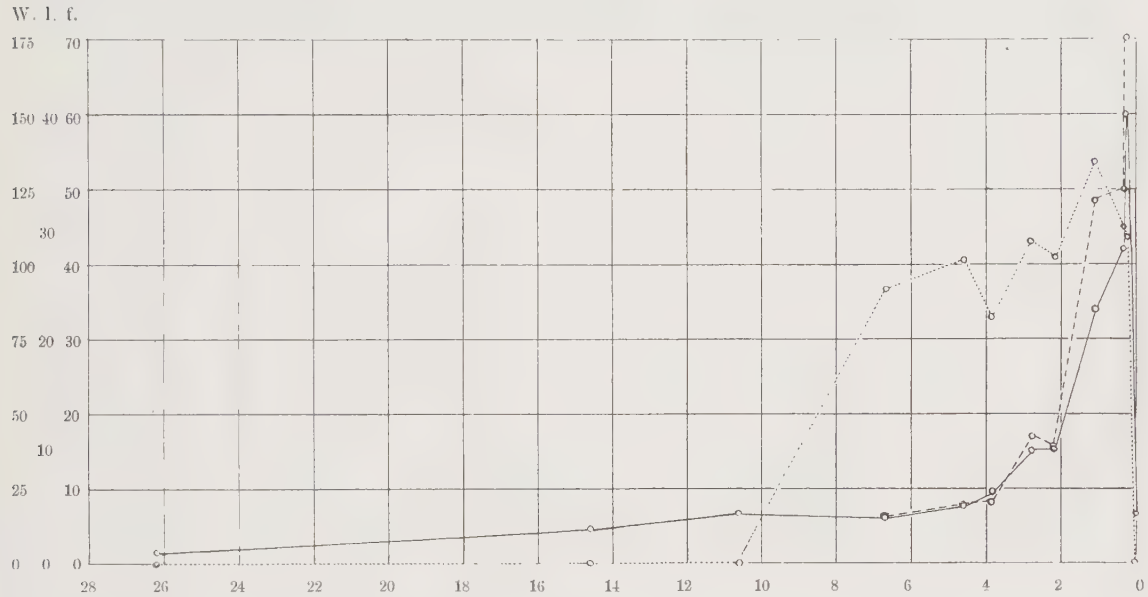

Fig. 8.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 9. auf verschiedene O_2-Konzentrationen; betr. Figurerklärung s. Fig. 7 (S. 58).

Verlauf nicht ändern können. Allmählich erreicht sie ihr Maximum bei einer Konzentration etwa zwischen $O_{,2}$ und $0_{,3}$ cm.^{3} 0_2 pr. l. Der Wert dieses *Dyspnoë-maximums* der Rythmik unterscheidet sich nicht in überwiegender Art von der Initialfrequenz der Rythmik. In der Tat ist der Unterschied in der Frequenz zwischen Maximum- und Initialwert sehr gering im Verhältnis zu dem Initialwert als solchem, welcher dagegen hoch ist. Aber wir dürfen nicht annehmen, dass die Rythmik keine respiratorische Bewegung sei, weil sie geringe Veränderlichkeit einer sinkenden O_2-Konzentration gegenüber zeigt. Gerade der Umstand, dass die Tiere bei höheren O_2-Konzentration Apnoë zeigen, bei niedrigen dagegen Rythmik, widerlegt ohne weiteres einen solchen Einspruch. Im übrigen nimmt der Effekt

der Rythmik unerhört zu auf Grund kombinierter Ursachen, wie wir im nächsten Kapitel sehen werden.

Auf das Maximum folgt bei dem Verschwinden des O_2 sehr schnell *ein vollständiges Aufhören der Rythmik* und das Tier tritt in *Asphyxie*. Man kann hier in bezug auf das Eintreten der asphyktischen Unbeweglichkeit (in rythmischer Beziehung) dieselbe Frage stellen, wie bei der Diskussion über den Übergang von Apnoë zu Rythmik, wenn es nicht möglicherweise in diesem Falle Übergänge zwischen den beiden Stadien gäbe und die Frequenz langsam abnähme. Das ist eine sehr komplizierte Frage, die ich bei mehreren Gelegenheiten ausführlich erörtern werde. Soviel kann man jedoch aus dem eben angeführten Experiment ersehen, dass hier bezgl. der hierhergehörigen Kurven, wo wir als Abszisse die O_2-Konzentration gesetzt haben, nicht die geringste Andeutung einer solchen schrittweise ausgeprägten Re-

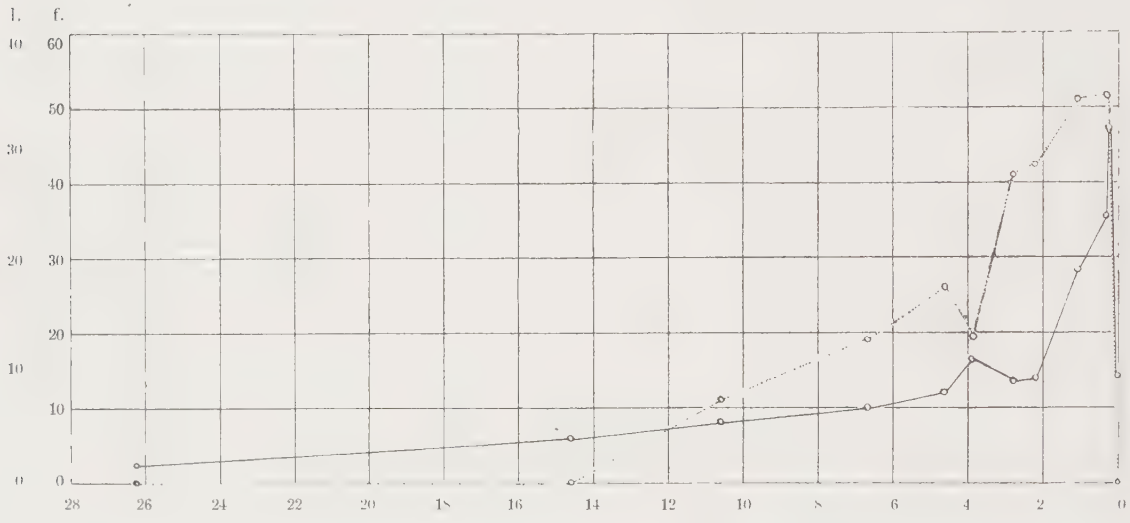

Fig. 9.

Mittelkurve (M-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene O_2-Konzentrationen; betr. Figurerklärung s. Fig. 7 (S. 58).

aktionsveränderung gegenüber den verschiedenen Abstufungen der sinkenden O_2-Konzentration vorliegt. Zu bemerken ist, dass es von der O_2-Konzentration nicht-reflektorisch bedingte Adaptionserscheinungen in den Reaktionen der Tiere gibt, die ich jedoch erst in einem andern Zusammenhang (S. 81) behandeln will.

Manchmal zeigt das Tier unter vollständiger Asphyxie Bewegungen, die ich als »probierende» bezeichnet habe. Bei diesen beugt das Tier den Hinterkörper nach den Seiten hin und her. Manchmal, aber sehr selten, besonders während langandauernder Asphyxie zeigen diese Bewegungen einen rythmischen Charakter, wenngleich die Frequenz unerhört gering ist (höchstens 10—20 Schwingungen pr. Minute). Die Bewegungen sind sehr steif, und der ganze freie Teil des Hinterkörpers schwingt gleichzeitig in derselben Welle. Wenn auch schwer zu bestimmen, glaubte ich doch zu sehen, dass die Wellenbewegung bei dieser Form der Rythmik von

vorn nach hinten ging, zum Unterschied von der respiratorischen Rythmik. Diese asphyktischen Bewegungen erinnern eher an die des Röhrenbaus, wenn sie auch bedeutend steifer waren als diese.

Demnach müssen wir von der normalen Rythmik annehmen, dass sie auf Grund ihres Aufhörens bei extrem hohen und niedrigen O_2-Konzentrationen und auf Grund des allgemeinen Verlaufs ihrer Frequenzkurve, wirklich respiratorischer Natur ist.

Wie erwähnt, ist gleichfalls ein bewiesenes Hauptresultat der Experimentserie, dass auch die Längenveränderungen des freien Hinterkörpers offenbar respiratorische Bedeutung haben. Nach dem, was aus den Mittelkurven und den Kurven, welche die Art und Weise der einzelnen Tiere auf Veränderungen in den O_2-Konz. zu reagieren dartun, hervorgeht, wird es klar, dass die Längenveränderungen

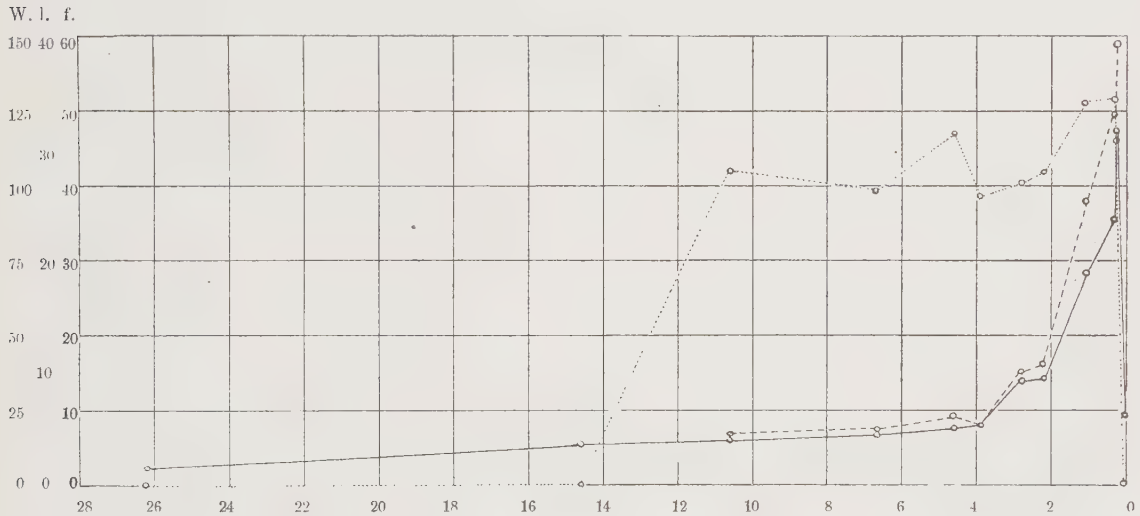

Fig. 10.

Mittelkurve (M^1-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene O_2-Konzentrationen; betr. Figurerklärung s. Fig. 7 (S. 58).

äusserst markant von den O_2-Konzentrationen determiniert sind, und überhaupt das Hauptmoment in der Adaption der Tiere an verschiedene O_2-Konzentrationen ausmachen. Vor allem gibt es, wie wir bereits gesehen haben, ein bestimmtes Stadium, das Apnoëstadium, wo die Längenveränderungen, ohne mit der Rythmik kombiniert zu sein, die alleinigen Reaktionen des Tieres gegenüber Veränderungen im respiratorischen Medium bezeichnen. Aber dass die Längenvariationen auch im rythmischen Zustand das Hauptmoment in der Adaption ausmachen, können wir vor allem aus dem Umstand sehen, dass die betreffende Länge vielfach im Verhältnis zu ihrem Wert bei anfangender Eupnoë (nach Apnoë) zunimmt, was bei der Frequenzsteigerung der Rythmik nicht der Fall ist.

Die Länge ist bei den höchsten O_2-Konzentrationen *gering* (bei 26,2 cm.^{3} O_2 pr. l. nur bis zu $<$ 1 mm.) und steigt bei einer betr. der absoluten Menge noch

so grossen Abnahme des O_2-Gehalts sehr wenig. Bei niedrigeren O_2-Konzentrationen tritt hierin eine Veränderung ein, und das Tier reagiert auf eine ganz andre Art; denn nun sind die Tiere *sehr hoch* über den Schlamm hinausgestreckt und eine, wenn auch ganz minimale Abnahme im O_2-Gehalt hat eine sehr grosse Steigerung in der Länge zur Folge. Diese allgemeine Eigenschaft kommt, sowohl in den Kurven für die einzelnen Tiere, als in den Mittelkurven von verschiedenen Typen zu ihren Recht.

Dagegen verschwindet in diesen letzteren ein interessanter kleiner Zug; nämlich die Veränderungen, welchen die Länge unterliegt, wenn sich die Rythmik das erste Mal in Gang setzt, kommen nicht zum Ausdruck. In den Kurven für die einzelnen Tiere gibt sich dieser Umstand dadurch zu erkennen, dass beim Einsetzen der Rythmik die Länge immer ein Sinken zeigt, und dass dieses gegenseitige Verhältnis von Länge und Rythmik desto schärfer hervortritt, je länger die Rythmik verzögert wird. Wir haben es in diesem Fall mit einem *Kompensationsverhältnis* zwischen Länge und Rythmik zu tun.

Gegen Schluss des Eupnoëstadiums, welches von der rythmischen Bewegung gekennzeichnet ist, steigt, wie schon gesagt, die Länge des Hinterkörpers sehr schnell und erreicht schliesslich ein ausserordentlich scharfausgeprägtes Maximum bei einer Konzentration von etwa 0,23 cm.^{3} O_2 pr. l., jedenfalls über 0,06 cm.^{3} O_2 pr. l. In Tab. III und den entsprechenden Kurven liegen die Längen- und Frequensmaxima nicht genau über derselben O_2-Gehalts-Angabe. Das ist ein Nachteil, der aus dem Zusammenführen der Werte von verschiedenen Partialexperimenten entspringt. In den einzelnen Partialexperimenten können vielleicht Länge und Frequenz etwas verschieden steigen, beruhend auf einer Veränderung in den kompensatorischen Verhältnissen, eine Veränderung, die ihrerseits, wenigstens teilweise, durch Unterschiede in der CO_2-Konzentration entsteht. Im grossen und ganzen jedoch fallen die beiden Maxima zusammen. Von dem Maximumgipfel sinkt die Hinterkörperlänge bei weiter sinkender O_2-Spannung auf einmal zu einem Minimum hinunter, genau wie es beim Eintreten der Asphyxie die Frequenz tat. Im allgemeinen findet dieses Sinken von Länge und Frequenz gleichzeitig statt. Aber während die Rythmik bei niedriger O_2-Spannung ganz aufhört, strecken die Tiere, was *Limnodrilus* anbetrifft, auch bei totalem O_2-Mangel noch wenigstens einen kleinen Teil des Hinterkörpers empor, und halten ihn wie unter normalen Verhältnissen in vertikaler Lage. Wenn man die Stellung der Tiere näher anschaut, so findet man, dass die Tiere den freien Hinterkörper im Verhältnis zu dem Teil des Körpers, welcher sich in dem unterirdischen Gang befindet, gerade ausgestreckt hatten. Dass die Stellung im allgemeinen vertikal wird, hat seinen Grund darin, dass die Gänge meistens vertikal hinunter in den Schlamm gehen.

Aber das Aussehen des Hinterkörpers von einem asphyktischen Tiere kann jedenfalls nicht mit dem eines apnoischen Tieres verwechselt werden. Bei Apnoë ist die Länge des Hinterkörpers, wenigstens bei höheren O_2-Konzentrationen, ganz konstant. Bei Asphyxie dagegen wechselt die Länge beträchtlich und der Hinter-

körper kann manchmal weit emporgestreckt sein, wenn auch niemals auch nur annähernd so weit wie bei Dyspnoë, und dann und wann kriecht das Tier ganz in den Schlamm hinunter. Diese grössere asphyktische Lebhaftigkeit gibt sich ein paar Tage zu erkennen, dann nimmt sie mehr und mehr ab bis die meisten Tiere zum Schluss ziemlich ruhig sind. Jedoch werden die Tiere auch bei völligem O_2-Mangel niemals gelähmt.

Es ist offenbar, dass die Länge des Hinterkörpers irgendwie eine respiratorische Funktion darstellt, aber inwiefern, dazu kommen wir erst in den späteren Kapiteln der Abhandlung.

Die Reaktionen der Tubifex-Individuen. Einen prinzipiellen Unterschied zwischen *Tubifex* und *Limnodrilus* in bezug auf O_2-Apnoë, O_2-Eupnoë, und Eintreten der

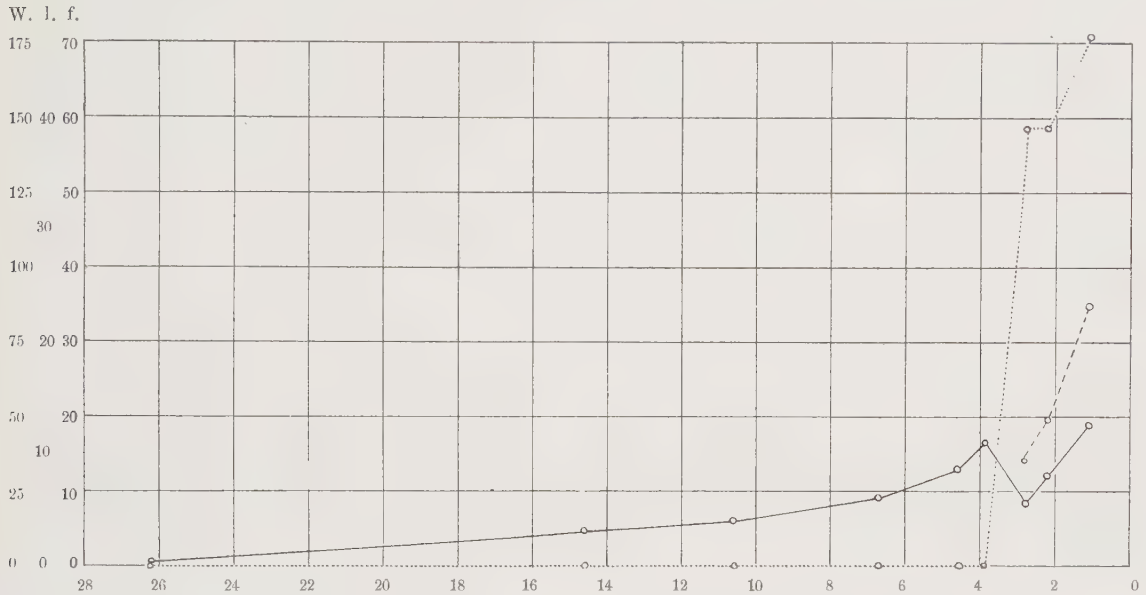

Fig. 11.

Kurve über die Reaktionen des *Tubifex*-Individuums Nr. 3 auf verschiedene O_2-Konzentrationen; betr. Figurerklärung s. Fig. 7. (S. 58).

Rythmik gibt es nicht. Die Rythmik beginnt zwar etwas früher bei *Tubifex* (14,6 cm.^{3} O_2 pr. l.), aber es gibt auch *Tubifex*-Exemplare, bei denen der apnoische Zustand ziemlich lange anhält (noch bei einer O_2-Konzentration von 3,9 cm.^{3} pr. l.), während sich bei einigen *Limnodrilus*-Individuen schon ziemlich frühzeitig Rythmik zeigen konnte. Um zu entscheiden, ob hierin ein Unterschied existiert, ist eine bedeutend grössere Zahl der benutzten Experimentstiere notwendig, um Zufälligkeiten zu eliminieren.

Bei näherer Untersuchung der Werte ist jedoch der vorhin erwähnte Unterschied zwischen *Tubifex* und *Limnodrilus* besonders auffallend, nämlich dass die Frequenz bei *Tubifex* viel grösser ist als bei *Limnodrilus*. Aber auch bei *Tubifex* ist diese höhere Frequenz bei beginnender Rythmik von Anfang an höher. Man

kann deshalb nicht sagen, dass eine gewisse äussere Bedingung, die für *Limnodrilus* z. B. normalen rythmischen Zustand darstellt, für *Tubifex* Dyspnoë bedeuten sollte, sondern die Rythmik der letzteren Gattung ist sozusagen auf eine andere Ebene gestellt, und die höhere Frequenz ist als Artcharakter zu bezeichnen.

Auch bei *Tubifex* steigt mit sinkender O_2-Konzentration die Frequenz, es zeigt sich aber bald eine Divergenz, insofern als *Tubifex*, wie schon vorher erwähnt, bei einer nicht genau bestimmten niedrigen O_2-Konzentration (in vorliegender Serie schon bei einer Konzentration von 1,1 cm.^{3} O_2 pr. l.) zum Unterschied von *Limnodrilus* höchst unruhig wird, wobei die Individuen aus ihren Kulturröhren herauskriechen. Im Aufbewahrungsgefäss, wo sie nicht in einzelnen Kulturen isoliert waren, be-

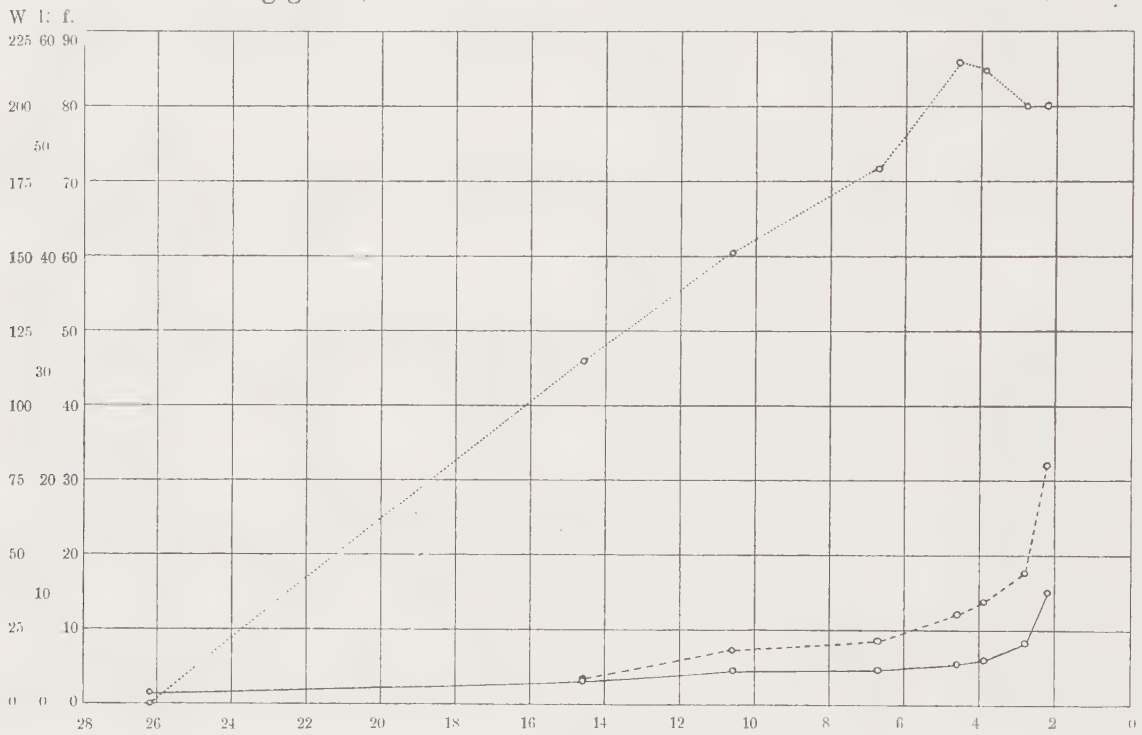

Fig. 12.

Kurve über die Reaktionen des *Tubifex*-Individuums Nr. 6 auf verschiedene O_2-Konzentrationen; betr. Figurklärung s. Fig. 7 (S. 58).

wegten sie sich, wenn die O_2-Verhältnisse schlecht wurden, dabei unaufhörlich frei auf der Schlammoberfläche, eine Reaktion, die ich die »*dyspnoisch-asphyktische Auswanderung*» genannt habe. Bei Zufuhr von selbst sehr geringen O_2-Quantitäten hört diese sogleich auf, und die Tiere orientieren sich wieder normal.

Übrigens waren die Längenreaktionen bei *Tubifex* gleich denen bei *Limnodrilus* gestaltet bis zum vorher beschriebenen dyspnoischen und asphyktischen Stadium.

Nachdem ich das Aussehen der Tiere der beiden Gattungen während der verschiedenen O_2-Tensionen so ausführlich beschrieben habe, werde ich wieder-

geben, was man vorher über dieses und ähnliche Phänomene geschrieben hat. Zuerst das, was Wagner (1906), der wie erwähnt mit *Tubifex* gearbeitet hat, anführt: »Wenn man den regelmässigen Wasserwechsel einige Zeit aussetzt und dadurch die normale Atmung beeinträchtigt, so ist die Reaktion des Wurms darauf meist folgendermaassen gestaltet. Zunächst werden, wie es scheint, ziemlich allgemein die Bewegungen beschleunigt, bald aber erlahmen sie zusehends, und nun sucht das Tier bessere Atmungsbedingungen dadurch zu erlangen, dass es seinen langgestreckten Körper immer weiter aus dem Schlamm hervorzieht, um schliesslich, wenn die Ungunst der äussern Verhältnisse andauert, ganz aus dem Mulm herauszukriechen und lang ausgestreckt frei im Wasser sich umherzubewegen,» — — (S. 306). Wie man sieht, ist das Angeführte in vielen Beziehungen ganz richtig, wenn man

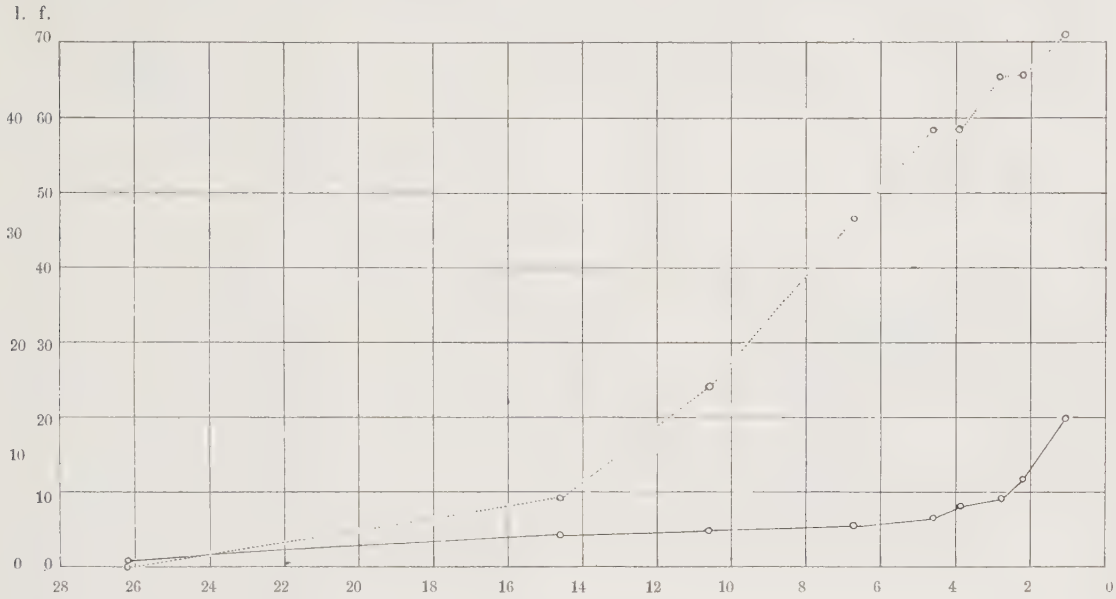

Fig. 13.
Mittelkurve (M-Typus) über die Reaktionen der *Tubifex*-Individuen auf verschiedene O_2-Konzentrationen; betr. Figurerklärung s. Fig. 7 (S. 58).

die Veränderungen der Länge und der Rythmik jede für sich betrachtet. Dagegen aber ist Wagner's Ansicht falsch, wenn er annimmt, dass eine Succession zwischen den beiden Erscheinungen vorhanden sein soll, welche nachdem, was meine Tabellen und Kurven demonstrieren, doch ganz parallel verlaufen. Des weiteren bekommt man aus dem, was Wagner anzuführen hat, die Vorstellung, dass die zunehmende Länge des Hinterkörpers[1] und die darauf folgende Reaktion, die ich mit Beziehung auf *Tubifex* die »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung» nannte, Phänomene sind, welche sich nicht grundwesentlich unterscheiden. Das ist jedoch absolut

[1] Jedoch geht nicht einmal dieses Verhältnis ganz klar hervor, wieweit er wirklich konstatiert hat, dass es der Hinterkörper war, der an Länge zunahm. Es ist nur wahrscheinlich, dass es sich auf den Hinterkörper — nicht Vorderkörper — in der oben angeführten Äusserung bezieht.

der Fall; denn im Anfang ist es der Hinterkörper, welcher den direkt reagierenden Teil des Tieres bildet, weshalb wir es hier mit einer rückwärts gerichteten Bewegung zu tun haben, während später eine vorwärts schreitende Bewegung einsetzt, mit dem Resultat, dass das Tier aus dem Schlamm herauskriecht. Das Verhältnis zwischen diesen beiden Reaktionen ist keineswegs einfach, sondern im Gegenteil ein äusserst kompliziertes. Während die Reaktion des Hinterkörpers sowohl ökologisch wie physiologisch in unmittelbarer Beziehung zu der Respiration steht, ist die »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung» diesbezüglich eine mehr mittelbare Reaktion.

Weiterhin sagt Wagner betreffs der Rythmik etwas, was berichtigt werden muss. Er sagt nämlich dass »Zeiten der Bewegung mit Zeiten der Ruhe abwech-

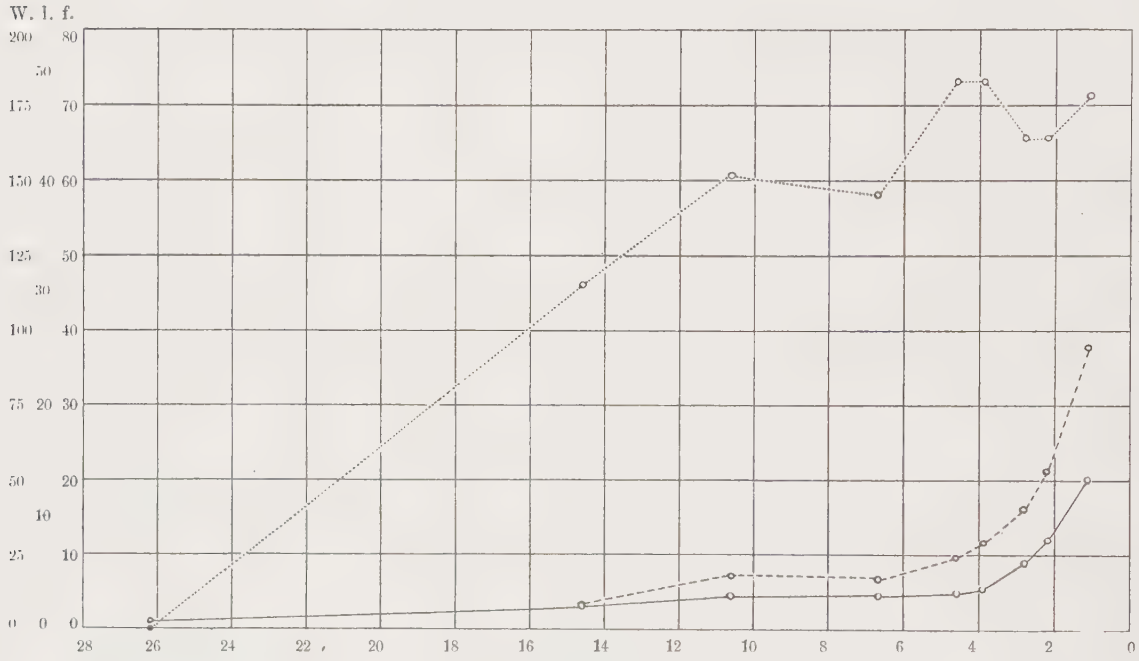

Fig. 14.

Mittelkurve (M^1-Typus) über die Reaktionen der *Tubifex*-Individuen auf verschiedene O_2-Konzentrationen; betr. Figurerklärung s. Fig. 7. (S. 58).

seln». Dies ist ganz unrichtig; denn Apnoë (es handelt sich wahrscheinlich um etwas derartiges) und Eupnoë mit Rythmik sind ganz konstante Zustände. Bloss in dem Grenzgebiet der beiden Zustände kommen gewisse Schwankungen vor. Wahrscheinlich ist er zu dem oben citierten Schlussatz gekommen, weil die einzelnen Tiere hierbei keine grössere Parallelität zeigen betreffs des durch Veränderungen in den O_2-Konzentrationen bedingten Übergangs von dem einen Zustand in den andern. Er hat mit einer grossen Anzahl nicht isolierter Individuen in demselben Experiment gearbeitet, dabei die Individuen verwechselt, und ist so zu der genannten Auffassung gekommen.

Der Effekt der Rythmik.

Natürlich muss es sehr interessieren, den Effekt dieser Rythmik bei den *Tubificiden* kennen zu lernen, welche das Hauptstudienobjekt dieser Untersuchung bilden. Ich habe auch eine Reihe von Schätzungen über den relativen Wert des Effektes gemacht, welchen die Rythmik der Tiere unter verschiedenen Umständen hervorzurufen vermag. Man sollte vielleicht denken, dass solche Berechnungen, welche ein so sensibles Tier wie *Tubifex* oder *Limnodrilus* betreffen, gelinde gesagt, gewagt sind. Doch werde ich Gelegenheit haben zu zeigen, dass das nicht der Fall ist. Was die absoluten Werte dagegen betrifft, so sind sie äusserst schwer oder einfach unmöglich zu erreichen.

Um eine Berechnung von dem Effekt der Rythmik machen zu können, müssen wir natürlich in erster Linie dessen qualitative Eigenschaften kennen lernen. Diese habe ich auch untersucht und werde nun über eine Reihe von Experimenten berichten, welche diese Seite der Sache beleuchten. In der Kuvette A (Fig. 15), welche zur Hälfte mit Schlamm gefüllt war, der eine grosse Anzahl von *Tubifex* und *Limnodrilus* enthielt, wurde durch Schütteln der feinere Schlamm aufgewirbelt. Die Kuvette wurde dann auf der einen Längsseite so, wie nebenstehende Figur angibt, in einem grösseren mit Wasser gefüllten Aquarium B aufgestellt und einige Zeit mit einer Glasscheibe verschlossen. Nachdem sich die gröberen Partikel sedimentiert hatten, und die Tiere wieder zur Schlammoberfläche heraufgekommen waren, nahm ich den Deckel, welcher die Öffnung verschloss, ab. Um zu verhindern, dass der Schlamm, welcher nun ein Lager an der Langseite der Kuvette bildete, aus dieser herausglitt, war die Mündung zur unteren Hälfte durch eine Korkplatte D zugeschlossen, deren obere Kante eine niedrige Schwelle über dem Schlammlager bildete. Nach dem Schütteln bildete das Wasser in der Kuvette eine weisse Suspension. Um diese teilweise zu beseitigen setzte ich in die Öffnung der Kuvette einen Heber E ein, während gleichzeitig das abgelaufene Wasser durch neues aus dem Wasserkrahnen C ersetzt wurde.

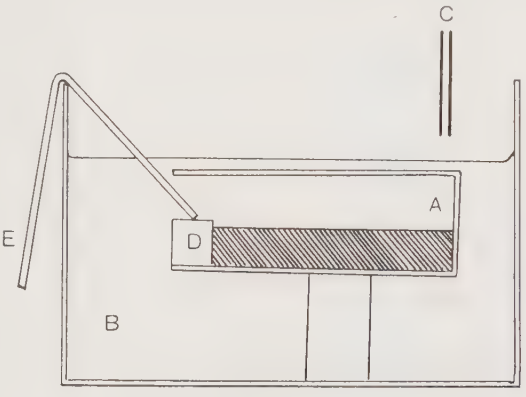

Fig. 15.

Figurerklärung im Text.

Ich führte die abzapfende Mündung des Hebers der Schlammoberfläche nicht zu nahe. Dadurch wurde diese letztere mit einer an der Mündung sehr dünnen, dagegen innen cirk. 2 cm. dicken, aufwärts scharf abgegrenzten, weisslich trüben Schlammsuspensionsschicht bedeckt. Die Tiere reichten mit dem Hinterkörper oberhalb der Schlammoberfläche ungefähr 5 mm. hinaus und mehrere hatten eine

ziemlich lebhafte Rythmik. Jetzt trat um jeden einzelnen Hinterkörper sehr gut ausgeprägt eine Zone klares Wasser, welche bis hinunter zu der sedimentierten Schlammschicht reichte, deren dunkle Farbe hier durchschien. In der Suspensionsschicht bildeten sich kraterförmige Gruben, welche diese vollständig perforierten, auch wenn die Suspensionsschicht ein gutes Stück über den Hinterkörper hinaufreichte. Dies Experiment zeigte demnach, dass durch die Rythmik der Tiere Wasser aus höher gelegenen Wasserschichten hinunter gepumpt wird (Fig. 16), gerade im Gegensatz zu der Meinung von J. Schneider (1904, S. 172), der glaubt, dass die Rythmik den Zweck hat, eine Wasserströmung von der Schlammoberfläche her nach oben zu vermitteln.

Anlässlich dieses Experiments will ich die Vorteile der Schlammsuspension betonen. Vor allem benutzt man das natürliche Medium des Tieres und riskiert dadurch nicht, fremde Stoffe einzuführen, denen gegenüber das Tier oft eine sehr geringe Resistenz zeigt. Ein Vorteil ist es, wenn der benutzte Schlamm, wie oben, lehmhaltig ist, weil sich dabei die Strudelfiguren in der milchweissen Suspension sehr scharf gegen den Schlamm abheben, der sich sedimentiert hat und dabei immer eine dunkle Farbe annimmt. Einen solchen Vorteil bietet weder Tusche noch Ultramarin. Auch sind kaum Karminsuspensionen, die ich oft versucht habe, zu empfehlen, weil einerseits der Farbenunterschied nicht besonders scharf, andrerseits die Suspension viel zu leicht ist, um eine scharf markierte Schicht zu bilden. Auch den Apparat fand ich rein empirisch den denkbar besten. Ich konnte je nach Belieben in und aus dem Gefäss Wasser laufen lassen, ohne ein Aufwirbeln der Schicht in der Kuvette zu riskieren.

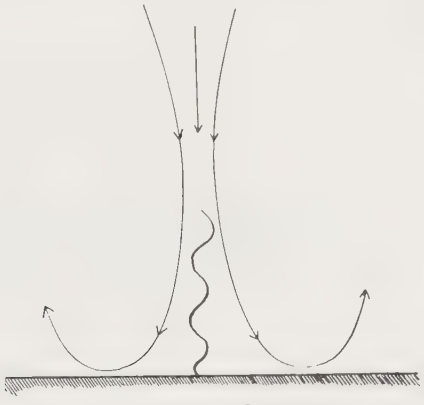

Fig. 16.

Die Wasserströmung bei der undulierenden Rythmik der *Tubificiden*, schematisch.

In diesem Zusammenhang ist ein Umstand zu behandeln, der in nahem Zusammenhang mit dem Effekt der Rythmik steht. Zwischen den verschiedenen Individuen in einer *Tubificiden*-Kolonie existiert nämlich ein gewisses Zusammenarbeiten, das von grosser ökologischer Bedeutung sein muss, wenn auch das einzelne Tier sich nicht direkt in das Ganze einordnet, sondern seine Individualität behält. Dieses Zusammenarbeiten, dessen Vorhandensein Wagner (l. c.) aus sehr unklaren Gründen verneint, kommt z. B. bei folgender Anordnung zum Vorschein (Fig. 17). Ein Messzylinder mit Tülle wurde mit Schlamm bis auf ungefähr 4—5 cm. zum oberen Rand gefüllt. Im Schlamm befanden sich eine grosse Anzahl Tiere, *Tubifex* und *Limnodrilus*. Das Messglas wurde in einen grösseren Zylinder B gesetzt, der bis zu einer gewissen Höhe über dem oberen Rand des Messzylinders mit Wasser gefüllt wurde. Gleich nach der Anordnung des Experimentes war das Wasser eine Weile trübe. Als die Tiere eine normale Orientierung erhalten und die Rythmik

eingesetzt hatte, war es leicht zu sehen, wie von der Tülle des Messzylinders in das äussere Gefäss ein Strom von trübem Wasser sank, während das Wasser im Messzylinder allmählich klarer wurde, und die Trübheit schliesslich ganz verschwand. Auch unter diesen Bedingungen war es möglich, die Zonenbildung um die Tiere herum zu beobachten. Auf diese Weise brachten die Tiere hier gemeinsam einen Wasserlauf zustande [1], der von der oberen Schicht hinunter in das Messglas zur Schlammoberfläche ging und darauf wieder hinauf nach den Seiten und aus der Tülle in das äussere Gefäss hinuntersank.

Ein grösseres Verständnis für den Effekt der Hinterkörperbewegungen der *Tubificiden* können wir erst bei einer mathematischen Behandlung der Sache gewinnen und wir müssen uns klar werden, mit welchen Grössen wir es zu tun haben. Diese Grössen sind folgende:

1) Die »Massenverschiebung» und die Richtung derselben;

2) Die Amplituden;

3) Die Länge des schwingenden Körpers;

4) Die Frequenz.

Wir werden versuchen, diese Grössen und ihr Verhältnis zu einander zu berechnen.

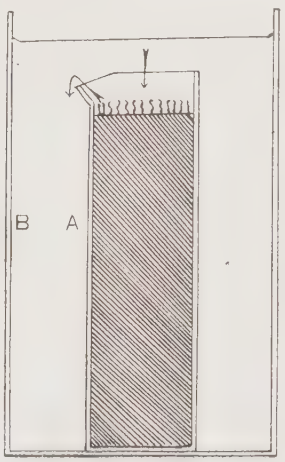

Fig. 17.

Figurerklärung im Text.

1) *Die »Massenverschiebung» und die Richtung derselben.* Eine Bewegung hat natürlich eine grössere oder kleinere Massenverschiebung [2] zur Folge. Aber diese kann sich auf verschiedene Weise äussern. Entweder bewegt sich der in Bewegung befindliche Mechanismus selbst fort, oder seine Tätigkeit hat Bewegungen in dem umgebenden Medium zur Folge. Wir können uns als einfaches Beispiel den Bewegungsmechanismus eines Fisches vorstellen. Wenn dieser sich frei rühren kann, bewegt er sich durch seinen Bewegungsapparat fort. Wir können uns aber leicht den Fall denken, dass ein Fisch, der mit seinem vorderen Ende an einem Gegenstand fixiert ist, doch die ihm sonst eigenen rythmischen Bewegungen ausführt. Statt eines Vorwärtsschwimmens müssen wir als Massenverschiebung einen Wasserstrom von vorn nach hinten, also eine Massenverschiebung in entgegengesetzter Richtung, erwarten. Wir haben hier als Beispiel die Schwimmbewegungen der Fische gewählt. Diese Tiere bewegen sich mit dem Kopf voran, weshalb der equivalente Wasserstrom von vorn nach hinten gehen muss. Dabei gehen auch die

[1] In diesem Zusammenhang ist zu bemerken, wie die *Daphniden*, da, wo sie zahlreich vorkommen, sich in grossen Schwärmen sammeln, wobei diese das Wasser in eine kräftige Wirbelbewegung versetzen. Augenscheinlich haben wir es hier mit einem summierten Effekt der Prestationen der einzelnen Tiere zu tun.

[2] Mit diesem Ausdruck beabsichtige ich nicht einen physikalischen Terminus zu schaffen, sondern nur eine umfangreichere Benennung für den in diesem Fall zur Berechnung vorgelegten Gegenstand.

Wellenbewegungen in Übereinstimmung mit dem, was man zu erwarten hat, von vorn nach hinten. Aber wir können uns auch denken, dass sich ein Tier rückwärts bewegt: dann müssen die Wellenbewegungen von hinten nach vorn verlaufen. Und wenn wir uns dieses Tier statt dessen an einem Gegenstand befestigt denken, dann muss der equivalente Wasserstrom, welcher in entgegengesetzter Richtung gehen muss, von hinten nach vorn gehen. Bei Behandlung der folgenden Einheiten müssen wir uns vorstellen, dass das Tier mit dem Kopf befestigt ist, und die Wellenbewegung, wie bei den *Tubificiden*, von hinten nach vorn geht. Hier ist daran zu erinnern, dass die Strudelfiguren im Querschnitt ellipsen- bis kreisförmig sind, dagegen nicht schlitzenförmig. Dies Verhältnis ist leicht zu verstehen; denn durch die Friktion der in Bewegung gesetzten Wasserpartikel müssen sich auch die in der nächsten Nähe liegenden Teile mitbewegen. In der Achse des Strudels ist die Schnelligkeit und damit auch die in allen, also auch in den transversalen Richtungen bewegende Kraft am grössten.

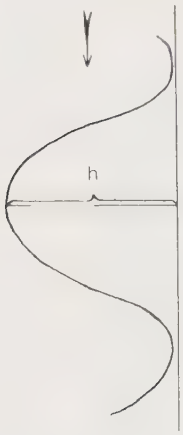

Fig. 18.
Figurerklärung im Text.

2) *Die Amplituden.* Dass eine Wasserströmung zu Stande kommt verursachen die Wellen des schwingenden Körpers. Die in eine fortschreitende Welle versetzte Körperoberfläche wirkt aber nicht direkt als solche, aus dem Grunde, weil ihre Ebene nicht winkelrecht, sondern schräg zu der Bewegungsrichtung liegt. Als wirksame Ebene haben wir mit einer Fläche zu rechnen von derselben Breite, wie die des schwingende Körpers und mit einer Länge, welche gleich der Amplitude ist (= h, Fig. 18). Hieraus folgt, dass die Wasserströmung nur halb so gross wird, wenn die Amplitude nur halb so gross ist, wenigstens annähernd. Jedoch spielt die Amplitude in diesen Berechnungen keine Rolle, weil ich mit dieser als einem konstanten Wert rechne; denn ich habe keine erheblichen Unterschiede gefunden, weder betreffs der verschiedenen schwingenden Teile bei demselben Tier, noch bei den verschiedenen rythmischen Zuständen.

3) *Die Länge des schwingenden Körpers.* Es ist ziemlich selbstverständlich, dass, je grösser die arbeitende Fläche ist, desto grösser der Effekt. Um diese zu berechnen, müssen wir uns daran erinnern, dass die Bewegung fortschreitend ist. Darum muss jeder Teil des in rythmische Wellenbewegung versetzten Körpers zu seiner Zeit zu dem Effekt beitragen. Jede Welle wirkt entlang dem schwingenden Körper, und wenn der Körper doppelt so lang ist, wirkt also die Welle auf eine doppelt so lange Ausdehnung, und jede Welle verursacht demnach einen doppelt so grossen Effekt. Wir erhalten also als Resultat, dass die Wasserströmung direkt proportional zur Länge des schwingenden Hinterkörpers ist. Wir können in der Tat die Länge als direkt proportional zu der wirksamen Oberfläche annehmen, da der Körper in bezug auf die *Tubificiden* gleichmässig dünn und die Breite der wirksamen Oberfläche infolgedessen von konstantem Werte ist.

4) *Die Frequenz.* Was die Frequenz anbetrifft, so gibt sie die Anzahl Wellen-

bewegungen an, welche pro Zeiteinheit den schwingenden Körper durchlaufen. Es ist klar, dass z. B. zwei Wellen pro Zeiteinheit eine doppelt so grosse Wasserströmung bewirken müssen wie eine; also die Wasserströmung ist der Frequenz direkt proportional.

Wir können jetzt eine wenigstens approximativ richtige Formel für den Effekt der Rythmik, wie er sich in der Wasserströmung illustriert, aufstellen. Wir bezeichnen den Effekt der Rythmik mit *RE*, die Länge mit *l* und die Frequenz mit *f*. Dann ist

$$RE = k \cdot l \cdot f$$

wo *k* eine Konstante bedeutet; d. h. der Effekt der Rythmik ist direkt proportional dem Produkt aus Länge mal Frequenz.

TABELLE IV.

	Dat.	28/6	29/6	30/6	1/7	2/7	3/7	4/7	5/7	6/7	13/7	15/7	7/7
	Ewz.	1340	1415	1357	1350	1322	1370	1340	1325	1315	1285	1370	1395
	Temp.	14,9	15	14,7	14,8	14,9	14,8	14,6	14,3	14,5	15,5	15,5	14,6
L.	Nr 2	—	—	—	—	—	—	39	49	96	100	123	—
	Nr 4	—	—	17	21	27	17	27	27	71	147	176	—
	Nr 8	—	—	—	—	—	—	38	39	92	116	113	—
	Nr 9	—	—	—	14	20	21	43	41	121	125	175	—
	M	—	—	17	18	23	19	37	39	95	122	147	—
T.	Nr 1	—	—	—	17	18	24	41	44	84	—	—	—
	Nr 3	—	—	—	—	—	—	35	47	88	—	—	—
	Nr 5	—	—	—	14	23	27	40	39	109	—	—	—
	Nr 6	—	9	18	21	30	34	44	80	—	—	—	—
	Nr 7	—	—	18	15	24	29	41	53	—	—	—	—
	M	—	9	18	17	24	29	40	53	94	—	—	—
	Cm.³ O_2 pr. l.	26,2	14,6	10,6	6,7	4,6	3,9	2,8	2,2	1,1	0,32	0,23	0,06
	Cm.³ CO_2 pr. l.	2,2	2,2	2,3	2,3	2,6	2,5	2,2	2,1	3,3	7	4,1	12,4

Die Werte der »Wasserströmung» (nach dem Formel: $RE = k \cdot l \cdot f$). Um die Werte übersichtlicher zu machen, sind sie durch 10 dividiert. Bezeichnungen wie in Tab. II (S. 55).

In Tab. IV habe ich mit Hilfe der oben deduzierten Formel den Wasserstrom unter verschiedenen Verhältnissen ausgerechnet, teils für jedes einzelne Tier, und teils in Form von Durchschnittszahlen. Es stösst auf keine Schwierigkeit, nach dem, was die tabellarisch geordneten Werte angeben, zu sehen, dass die Wasser-

strömung bei sinkenden O_2-Konzentrationen zunimmt. Das geht noch deutlicher aus den Kurven über dieselbe Sache hervor (s. Kurven über die respiratorischen Reaktionen in der referierten O_2-Experimentserie. Fig. 7—14). Wie man aus den Kurven sieht, üben die Variationen in der Rythmik keine grösseren Veränderungen auf die allgemeine Form der Kurve über den Wasserstrom aus. Offenbar werden diese Veränderungen durch Variationen in der Länge kompensiert. Die Wasserstromkurve geht im grossen und ganzen parallel zu der Kurve für die Längenveränderungen, und zeigt gleich dieser einen stark gebogenen Verlauf. Die Sache ist also die, dass die Adaption der Rythmik an und für sich gegenüber veränderten äusseren Verhältnissen wenigstens nicht allzuviel zu sagen hat, sondern hier sind vielmehr die Längenveränderungen von Bedeutung. Dass die Längenveränderungen als solche in der Tat schon irgendwelche unmittelbare Bedeutung haben müssen, geht auch vollends klar aus dem Umstand hervor, dass die Länge auch während des apnoischen Zustandes bei einer sinkenden O_2-Spannung Veränderungen unterworfen ist, die in bestimmter Richtung verlaufen. Diese können jedoch keinen grösseren Umfang annehmen, weil bei niedriger O_2-Spannung unabänderlich die Rythmik einsetzt.

Wir berührten schon bei der Behandlung der Kurven über die Veränderungen in Länge und Frequenz, dass das Apnoëstadium und das Eupnoëstadium diskontinuierlich von einander geschieden sind. Vom bewegungsmechanischen Gesichtspunkt aus sind die beiden Zustände darin verschieden, dass bei der Rythmik ein abwärtslaufender Wasserstrom entsteht, welcher in der Apnoë gänzlich fehlt, oder wenigstens nicht von dem bisher behandelten rythmischen Mechanismus hervorgerufen wird. Aus dem, was jetzt und teilweise vorher in anderem Zusammenhang (S. 58) geäussert wurde, geht deutlich hervor, dass es ganz falsch gewesen wäre den Durchschnittswert für den Wasserstrom nach dem M-Typ zu berechnen, weshalb ich in den M-Kurven für Länge und Frequenz auch keine solchen Werte eingezeichnet habe. Dagegen ist der M′-Durchschnittswert der Wasserströmung (= M′-Mittellänge · M′-Mittelfrequenz) berechnet und in die M′-Durchschnittskurven eingesetzt.

Wir haben also einen eigentümlich komplizierten respiratorischen Mechanismus vor uns. Betr. des Eupnoëstadiums enthält dieser 1) Rythmik, welche jedoch kombiniert werden muss mit 2) den Längenveränderungen, um von Bedeutung zu sein. Die Bedeutung der Rythmik kann nicht direkt auf der Frequenzkurve, sondern muss auf der Kurve über den erzeugten Wasserstrom abgelesen werden. An und für sich spielt die Rythmik die Rolle eines konstanten Wertes. Die Kurve der Wasserströmung ist gleich der Längenkurve stark gebogen und beinahe asymptotisch. Diesen Umstand will ich als das Hauptresultat der Berechnung bezeichnen.

Man könnte einwenden, dass diese Berechnungen mit einer zu geringen Anzahl von Tieren und Experimenten operieren. Dagegen kann ich jedoch angeben, dass diese eben referierten Experimentresultate ganz typisch sind. Ich habe nämlich diese Experimente oftmals wiederholt, immer mit ein und demselben Ergebnis, wenn

auch die hier referierte Serie die vollständigste ist. Wir werden immer wieder auf diesen Typus von respiratorischen Kurven stossen und zur vollen Überzeugung über ihre Richtigkeit kommen. Und dass die Berechnungen richtig sind, dafür spricht auch der ziemlich regelmässige Verlauf der graphischen Darstellungen.

Was andere *Anneliden* betrifft, so gibt es über die bei der Respiration aktiven Mechanismen nur sehr unsichere Angaben. Bohn (1904, 1906) hat respiratorische Bewegungen bei vielen *Polychaeten* beobachtet und auch die *Hirudineen* einer Untersuchung unterworfen. *Eulalia* zeigt in dorsoventraler Ebene verlaufende »mouvements d'ondulation, sinusoïdaux», die eine respiratorische Funktion haben (1906, S. 63). Die *Nereiden* haben gleichfalls solche Bewegungen, welche in der Sagittalebene verlaufen. (1906, S. 79) »La fréquence et l'intensité varient avec l'habitat et le degré de pureté de l'eau; je leur attribue un rôle respiratoire». Eine Nereide, *Praxithea irrorata*, welche Röhren baut, macht »un courant d'eau très appréciable dans la tube, d'avant en arrière» (l. c., S. 85). So weit mir bekannt ist, sind diese Bewegungen im allgemeinen mit denen der *Tubificiden* zu vergleichen. Dagegen tritt bei *Arenicola* ein ganz andrer Typus auf (l. c., S. 113) »Des ondes respiratoires progressent à l'intérieur même de la paroi du corps et se traduisent extérieurement par une sorte de bourrelet annulaire; elles se propagent surtout le long de la région branchiale dans un sens ou dans l'autre». Denselben Typus von pumpenden Bewegungen hat er bei *Pectinaria*, *Terebelliden*, *Sabelliden* u. s. w. gefunden. Er nimmt an, dass diese letztere Art von respiratorischen Bewegungen in keinem direkten Zusammenhang steht mit dem Umstand, dass diese Würmer spezifische Röhrenbauer sind, weil solche in beiden Gruppen repräsentiert sind. Das gemeinsame für die beiden Gruppen ist, dass ihre respiratorischen Bewegungen einen Wasserstrom erzeugen, welcher *durch die Röhren und Gänge*, in den sie leben, cirkuliert. Bei den *Tubificiden* ist dieses nicht der Fall, da sie in einer dichtanschliessenden Röhre leben. Der Wasseraustausch hat hier einen ganz anderen Verlauf. Interessant wäre es, diese Sache bei *Capitella* kennen zu lernen; wahrscheinlich bildet dieser Wurm eine direkte Copie der *Tubificiden*. Meiner Ansicht nach haben wir die *Tubificiden* und möglicherweise auch *Capitella* als Repräsentanten eines dritten Typus anzusehen, welchen ich weiter unten definieren werde (S. 129).

Was die von mir konstatierten Längenreaktionen der *Tubificiden* betrifft, und die besonders für *Tubifex* eigentümliche »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung», welche beiden Phänomene streng auseinander gehalten werden müssen, so gibt es in der Litteratur sehr wenige analoge Angaben. Bounhiol (1902), welcher den Gasaustausch bei verschiedenen *Polychaeten* einer besonders genauen Untersuchung unterworfen hat, hat bei *Spirographis Spallanzanii* ein Phänomen beobachtet, welches hierher gehören muss. Dieses Tier verlässt unter normalen Verhältnissen niemals seine Röhre und diese Reaktion muss auch den Untergang des Tieres bedeuten; denn Loeb (1890) zeigt, dass das Tier keine Fähigkeit hat eine neue Röhre zu bauen. Bounhiol (l. c., S. 79) hat dabei beobachtet, dass »si l'asphyxie augmente, la partie antérieure sort de son tube, le corps tout entier finit par suivre et par tomber, nu, au

fond du bocal». Diese letztere Phase in der Reaktion ist wohl bedingungslos analog der »dyspnoisch-asphyktischen Auswanderung» von *Tubifex*. Ob das Phänomen, dass das Tier im Anfang einen Teil seines Körpers aus der Röhre herausstreckt, als eine Form von Längenreaktion wie bei *Tubifex* oder nur als ein Initialzustand der letzten Phase angesehen werden muss, darüber kann ich mich nicht äussern.

In meinen Experimenten benutzte ich dann und wann auch *Lumbriculus*. Dieser zeigt niemals rythmische Bewegungen, sondern höchstens ein »Probieren» durch ein Hin- und Herpendeln mit der Spitze des Hinterkörpers, das bei geringerer O_2-Spannung lebhafter wird, wobei auch distalwärts verlaufende scharfe Biegungen vorkommen. Ich habe gefunden, dass auch bei diesem Tier, das wie die *Tubificiden* im Schlamm orientiert ist, die Hinterkörperlänge bei Sinken der O_2-Konzentration wächst, wenn auch verhältnismässig nicht in so erheblicher Weise wie bei *Tubifex* oder *Limnodrilus*. Ein riesenhaftes Individuum, das ich als Experimentstier benutzte, wies bei einer Konzentration von 20 $cm.^3$ O_2 pr. l. eine Hinterkörperlänge von 27 mm. auf, aber bei einer Konzentration von etwa 1 $cm.^3$ O_2 pr. l. eine Länge von 110 mm. (Der Hinterkörper war nicht ganz aufrecht sondern gebogen.) *Lumbriculus* ist jedoch kein so gutes Untersuchungsobjekt wie die *Tubificiden*. Die Experimentresultate waren nicht so eindeutig, infolge der dann und wann, auch bei höheren O_2-Konzentrationen eintretenden Lokomotionsbewegungen, die bei O_2-Mangel das Gepräge der »dyspnoisch-asphyktischen Auswanderung» wie bei *Tubifex* bekam. Zuweilen kam es auch vor, dass das Tier für längere Zeit in den Schlamm gekrochen war, wobei es in derselbe Weise mit geringer Länge der Hinterkörperspitze, wie der asphyktische *Limnodrilus,* orientiert war. Auch infolge der sehr grossen Fähigkeit der Tiere, sich querüber zu autotomieren, waren die Experimente sehr erschwert. Diese Autotomie betrifft immer den im Schlamm befindlichen Teil des Tieres. Dadurch nimmt auch der hintere Teil eine normale Orientierung ein, was sonst nicht der Fall gewessen wäre, da *Lumbriculus*, genau wie *Tubifex*, in dekapitiertem Zustand keine Fähigkeit hat, sich in den Schlamm hineinzugraben. Bei dem autotomierenden Tiere stellt sich das interessante Verhältnis ein, dass, während der vordere Teil die Fähigkeit hat, sich in Bewegung zu setzen, der distale Teil in der normalen Orientierung des Tieres zurückbleibt und bei O_2-Mangel nur eine lebhaftere »probierende» Bewegung zeigt. Übrigens schienen mir die asphyktischen Reaktionen bei *Lumbriculus* bei einer bedeutend höheren O_2-Spannung als bei den *Tubificiden* einzusetzen.

Eine interessante Anpassungsform repräsentieren die *Chironomiden*-Larven. Diese leben in Gängen, durch welche sie einen Wasserstrom pumpen unter oscillierenden »sinusoidalen» Bewegungen. Pause (1919, S. 419) hat ohne weiteres angenommen, dass diese Bewegung ausschliesslich respiratorischer Natur sei, und von dem Gesichtspunkt aus wären sie als Gegenstück zu dem Typus zu setzen, unter den *Polychaeten,* welcher durch *Praxithea* repräsentiert wird. Die *Chironomiden*-Larven haben bestimmte, äussere, respiratorische Anhänge, teils in Form von Tubuli auf dem 11. Segment und in respiratorischen Anhängseln auf dem 12. Segment, teils auch in Kiemenbüscheln hinten und vorne. Die Tiere pumpen demnach

Wasser in die Röhre, vor allem um einen Kontakt zwischen diesen Organen und dem O_2-reicheren Wasser herzustellen. Bei O_2-Mangel sollen sich die *Chironomiden*-Larven, nach Pause's Angaben, genau so verhalten wie die *Tubificiden*, indem sie eine typische und ganz gleiche Längenreaktion haben (l. c., S. 428): »Die Tiere machen zunächst in ihren Röhren schlängelnde Atembewegungen, dann stecken sie mit abnehmender Sauerstoffkonzentration das Hinterende aus der Röhre und schlagen damit eine Zeitlang heftig auf und ab». Auf diesen Umstand legt Pause grosses Gewicht: »Die Tatsache, dass bei Eintritt von Sauerstoffmangel zuerst die letzten Abdominalsegmente aus der Röhre gesteckt und eine Zeitlang heftig auf- und abgeschlagen werden, liefert uns einen neuen Beweis für die Lokalisierung der Atmung auf die Anhänge des 11. und 12. Segments».

Nun bezweifle ich jedoch die Richtigkeit dieser Beobachtungen aus dem Grunde, weil ich gefunden habe, dass bei den Larven die rythmischen Bewegungen ausserhalb des Schlammes von *vorn nach hinten* verlaufen, was notwendig zur Folge haben muss, dass der Wasserstrom ebenfalls von vorn nach hinten geht. Letzteres habe ich auch direkt mittels verschiedener Suspensionen konstatieren können. Man kann leicht verstehen, dass, wenn der Wasserstrom diese Richtung hat, es in der Tat eine Verschlechterung der respiratorischen Bedingungen bedeuten würde, wenn die Tiere auf diese Weise auf O_2-Mangel reagieren würden, wie es Pause beschreibt. Ich habe *Tanypus*- und *Chironomus*-Larven untersucht und habe auch ganz richtig gefunden, dass es ohne Ausnahme der Vorderkörper ist, den die Tiere bei O_2-Mangel aus dem Schlamm herausstrecken und wenigstens bei höheren Temperaturen (+ 18 à + 20° C), in rythmische Bewegung setzen, ganz analog der, welche sie unten in der Röhre entwickeln. Dieses ist, wie gesagt, die Regel, und es wundert mich, dass Pause dies nicht beachtet hat. Er und auch andere Verfasser, z. B. Miss Leitch (1916), haben offenbar die Angaben von Miall (1895, S. 123) ohne weiteres als sicher angenommen, wenn dieser betreffs *Chironomus* beschreibt, wie »the tail-end is pushed out and waved to and fro in the water, as a help to respiration». *Tanypus* aber, wie Miall (l. c., S. 154) beschreibt, reagiert auf dieselbe Art, wie ich oben hervorgehoben habe. Nun sind nach meinen Beobachtungen keine Verschiedenheiten hierin zwischen den beiden Gruppen. In *äusserst seltenen* Fällen konnte ich dann und wann »Abdominalschwingungen» sehen, die jedoch nur Bewegungen sind, durch welche sich das Tier in den Schlamm einbohrt.

Es ist jedoch nicht meine Absicht auf Grund dieser meiner vorläufig noch präliminären Untersuchungen zu leugnen, dass die vorhererwähnten Organe respiratorische Funktion haben sollen, und ebensowenig, dass der rythmischen Bewegung jede respiratorische Bedeutung fehlt. Aber ebenso wie bei der Lokomotion die Richtung der peristaltischen Wellen keineswegs gleichgültig ist, ebensowenig dürfen wir bei jedem andern Bewegungsphänomen dieses Moment unterschätzen, wie es in den Untersuchungen so oft der Fall ist. Dass der eintretende Wasserstrom nicht zuerst die besagten respiratorischen Organe trifft, sondern die entgegengesetzte Region des Körpers, deutet auf seine doppelte Bedeutung. In erster Linie ist an den

Nahrungsbedarf zu denken. Für diese Auslegung spricht unbedingt die Tatsache, dass der Darminhalt bei den Larven mehrmals zum grossen Teil aus lebendem, chlorophyllgefärbten Pflanzenmaterial bestand, welches in den im Schlamm verborgenen Gang hineingepumpt sein musste; denn die beobachtete *Chironomus*-Larve war normalerweise selten frei an der Schlammoberfläche zu sehen. Eine Reihe von Experimenten, bei denen verschiedene Suspensionen von Karmin und Ultramarin zur Anwendung kamen, wiesen durch ihre Resultate auf dieselbe Deutung.

Als analog zu den Längenreaktionen der *Tubificiden* haben wir also möglicherweise die Tatsache anzusehen, dass die *Chironomiden*-Larven bei O_2-Mangel den Vorderkörper aus ihren Gängen oder Röhren herausstrecken, soweit wir in Übereinstimmung mit dem vorhergesagten annehmen, dass die Bewegung ausserdem respiratorische Bedeutung hat. Bei gänzlichem O_2-Mangel verlassen sie ihre Röhren ganz, eine Reaktion, welche ohne weiteres mit der »dyspnoisch-asphyktischen Auswanderung» von *Tubifex* analogisiert werden kann. Hierbei schwimmen die *Chironomiden*-Larven sehr oft ganz frei umher mit S-förmigen, lebhaft schlängelnden Bewegungen, die in erster Linie als lokomotorische Schwimmbewegungen zu betrachten sind, wenn auch die Tiere dadurch bessere respiratorische Bedingungen aufsuchen. Ich glaube, dass hierin ein grosser Unterschied zwischen den verschiedenen Gattungen und Arten herrscht. Die *Tanypus*-Larven, die ich beobachtet habe, sind weit beweglicher als die eigentlichen *Chironomiden*-Larven, aber auch unter diesen gibt es grosse Unterschiede zwischen den einzelnen Typen, die ich untersucht habe. Jedoch habe ich sie nicht genauer systematisch bestimmt in diesen noch präliminären Experimenten.

Bei den *Chironomiden*-Larven harren offenbar vielerlei ökologische und physiologische Fragen nach ihrer Lösung. Interessant wäre eine Studie der Puppe vom Respirationsstandpunkte aus. Bei den eigentlichen *Chironomiden* zeigt diese eine oscillierende, respiratorische Rythmik, während die *Tanypus*-Puppe wohl umherschwimmen kann, aber, wie es auch der Fall ist bei der *Culex*-Puppe, keine respiratorische Rythmik zeigt. Nach Thienemann (1908) soll die *Ceratopogon*-Puppe ganz unbeweglich sein, demnach weder lokomotorische noch respiratorische Bewegungen zeigen. Bei der *Chironomus*-Puppe dagegen konnte ich keine Lokomotion konstatieren, ausser in dem Augenblick ihrer Ausbrütung, als sie ihre Röhre mit einigen schnellen und kräftigen Bewegungen verliess und sofort zur Wasseroberfläche stieg.

Schliesslich hat Fehlmann (1917) konstatiert, dass die Larven der *Phryganide Halesus auricollis* gleichfalls bei O_2-Mangel ihre Röhre verlassen (möglicherweise eine »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung»).

Die Reaktionen der Tubificiden auf »Altwerden des Wassers».

Die in dem vorhergehenden referierte Serie von Experimenten war nach der Wasseraustauschmethode angeordnet. Die Experimente, die jetzt berichtet werden sollen, beruhen einzig auf der Methode »*Altwerden des Wassers*» (Kuiper, 1907).

Bei dieser verfuhr ich so, dass ich das Experimentgefäss ganz mit Wasser von einer gewissen analysierten Qualität füllte, wonach ich, wie bei der Wasseraustauschmethode, das Gefäss mit einer Glasscheibe verschloss und die Fugen mit reinem Vaselin luftdicht machte. Dann stand das Experimentgefäss eine erforderliche Zeit unter Wasserspülung, worauf ich das Gefäss wieder öffnete und das Wasser analysierte. Auf Grund der O_2-Zehrung war die O_2-Menge gesunken, während der CO_2-Gehalt gestiegen war. Ausser der Inkonstanz der CO_2 hatte die Methode »Altwerden des Wassers» den Nachteil, dass sich auch andre Produkte bildeten, besonders H_2S, H_3N, CH_4 und andre. Die Produktion dieser Stoffe wurde aber erst bemerkbar, *nachdem der freie O_2 ganz verschwunden war,* weil diese Substanzen andernfalls zu Stoffen oxydiert werden, die, wenigstens bei niedrigeren Konzentrationen, nicht schädlich wirken. Jedoch sind diese Stoffe keineswegs dem Tiere fremd, sondern bilden notwendige Bestandteile in seinem Milieu, hat doch das Tier den Vorderkörper in die anaërobe Zone desselben eingebohrt. Ich habe sowohl in Experimenten mit wechselndem CO_2-Gehalt, wie auch in anderen, wo zu altem Wasser ein wenig O_2-reiches Wasser zugesetzt wurde, gefunden, dass diese Zersetzungsprodukte bei der Ausprägung der Reaktionen der Tiere gegenüber wechselnden O_2-Spannungen nichts zu bedeuten haben. Aus rein ökologischen Gründen ist die Methode »Altwerden des Wassers» ganz berechtigt. Ausserdem waren die hierhergehörigen Experimente bedeutend leichter auszuführen als Experimente nach der Wasseraustauschmethode; denn bei diesen werden die Tiere mechanisch sehr beunruhigt, ein Umstand, der, besonders bezüglich der Frequenz, erhebliche Fehlerquellen zur Folge haben könnte. Vor allen Dingen ist es unmöglich die O_2-Dosierung genau zu berechnen, weswegen in besonderen Fällen die Methode »Altwerden des Wassers» unbedingt die beste war.

Wenn ich ein Experiment, das nach dieser Methode angeordnet war und analysiert werden sollte, unterbrechen wollte, so verfuhr ich nach zwei Prinzipien: entweder wurde das Experiment in irgendeinem besonders interessantem Stadium abgebrochen, wobei ich natürlich die für dieses Stadium bezeichnenden O_2- und CO_2-Konzentrationen erhielt; so verfuhr ich oft um die Resultate, die ich durch die Wasseraustauschmethode erhielt, zu komplettieren; oder ich unterwarf das Experiment erst nach abgeschlossener O_2-Zehrung einer Analyse. Anfangs glaubte ich nämlich, dass es möglich wäre, durch eine relativ einfache Interpolation die O_2-Konzentrationen berechnen zu können, die zu verschiedenen Zeitpunkten geherrscht hatten, weil ich annahm, dass die O_2-Zehrung eine konstante Geschwindigkeit habe. Später fand ich, dass dieser Prozess nach sehr verwickelten Formeln vonstatten geht, worüber ich weiterhin berichten werde (s. S. 121), und dass eine solche Interpolation sehr schwer auszuführen ist. Doch waren die Resultate, die ich auf diese Weise fand, in vieler Beziehung wertvoll.

In dem nach der Methode »Altwerden des Wassers» angeordneten Experiment, das jetzt berichtet werden soll, verfuhr ich bei der Analyse nach den letzten Angaben. Ich hatte einige Veränderungen in der Aufstellung der Kulturen unter-

nommen, die sich aber als bedeutungslos erwiesen. Ich hatte nämlich gefunden, dass die Tiere den Hinterkörper unabhängig von der Lotlinie aus dem Schlamm in das Wasser strecken. Um zu untersuchen, ob möglicherweise geotaktische Reizungen eine Bedeutung für die Längenreaktionen auf den Wechsel im O_2-Gehalt hätten, versetzte ich die vier *Limnodrilus*-Kulturen in umgekehrte Lage (Fig. 19), nachdem ich die Röhrenmündung mit weitmaschigem Stramin überbunden hatte. Um die Kulturen in dieser umgekehrten Lage zu halten, wurden sie an einer Holzplatte befestigt, welche dann zwischen die zwei gegenüberliegenden Wände der Kuvette geklemmt wurde. Die Kuvette umfasste 600 cm.^{3}. Darauf wurde diese bis zum Rande mit Wasser gefüllt, zugeschlossen und das ganze, wie schon gesagt, nach der Methode »Altwerden des Wassers» angeordnet. Die Hebereinrichtung, um konstante Temperatur zu bekommen, war die gewöhnliche. Das Wasser, welches aufgefüllt wurde, bestand aus ziemlich O_2-gesättigtem Wasserleitungswasser. Bei Anwesenheit der Holzplatte war die O_2-Zehrung eine sehr rapide. Das Experiment wurde erst nach beinahe vollständigem Verschwinden des O_2 (0,08 cm.^{3} O_2 pr. l.) für die Analyse unterbrochen.

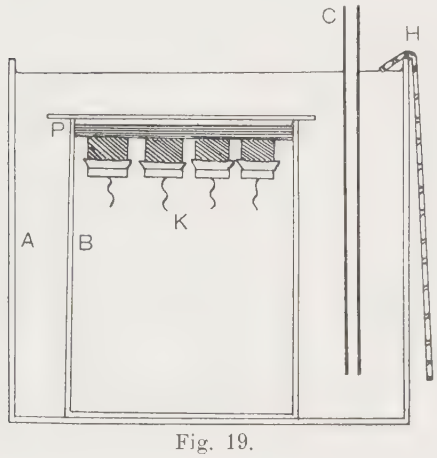

Fig. 19.

A = Aussengefäss; B = Experimentgefäss; C = Wasserhahn; H = Heber; P = Holzplatte.

Die schnelle O_2-Zehrung trug augenscheinlich viel zu dem schönen Resultat dieses Experimentes bei. In der vorhergehenden Serie von Experimenten ist es ohne weiteres möglich, in grossen Zügen die Veränderungen zu sehen, aber es kommen doch immer spontane Fluktuationen vor, welche häufiger werden, wenn das Experiment lange Zeit dauert, oder wenn die notwendigen Manipulationen sehr zahlreich sind, welche natürlich dazu beitragen, störende Elemente einzuführen. In diesem Experiment, in Tabelle V illustriert[1], folgen die Werte der Serie aufeinander ohne grössere Unregelmässigkeiten, was noch deutlicher hervorgeht aus der mit Hilfe der Tabelle aufgestellten Kurve (Fig. 20). Nur im Anfang der Kurve kommen einige Unregelmässigkeiten vor, ein besonders instruktiver Zug, da er den Einfluss auch von sehr geringen Störungen zeigt. Diese konnten nämlich bei der Anordnung des Experimentes unmöglich vermieden werden, und doch bestand das störende Moment nur in einem Wasserwechsel; denn die Hauptaufstellung hatte mehrere Tage vorher stattgefunden. Jedenfalls ist ohne weiteres zu sehen, dass diese Kurve, worin aber die Abszisse die Zeit und nicht die sinkenden O_2-Konzentrationen illustriert[2], fast im Detail eine Kopie von der ist, die wir vorher gefunden

[1] In dieser habe ich die Tiere dieselbe Ordnungsnummer behalten lassen, welche sie in dem vorhergehenden und folgenden Experiment hatten.

[2] Jedoch ist das Maass der Abszisse in diesem Fall so gewählt, dass wenn die O_2-Spannung mit derselben O_2-Menge in demselben Zeitabschnitt vermindert würde, so könnte diese Kurve ohne weiteres mit denen der vorigen Experimentserie gleichgestellt werden.

TABELLE V.

		Dat.	29/8 1919.												
		Ewz.	5	35	60	77	85	92	100	130	160	290	375	475	610
		Temp.	15,3	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
L.	Nr 2	l.	—	—	5	11,5	6	5	5	4	4	6	6	7	6
		f.	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nr 4	l.	5	6	3,5	3,5	4	3,5	3,5	4	3	4	4	6,5	7
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nr 9	l.	4,5	—	—	—	4	7,5	3	3	4	4	4	11	9
		f.	0	—	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nr 13	l.	—	9	4,5	4	—	—	—	—	6	5,5	7,5	6	5
		f.	—	0	0	0	—	—	—	—	0	0	0	0	0
	M.	l.	4,8	7,5	4,3	6	4,5	5,3	3,8	3,7	4,3	4,9	5,4	7,6	6,8
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		Cm.³ O_2 pr. l.	18,7												
		Cm.³ CO_2 pr. l.	1												

		Dat.	Forts. 30/8												
		Ewz.	740	825	995	1190	1335	1400	1455	1480	1500	1530	1550	1570	1585
		Temp.	15	15	15,3	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
L.	Nr 2	l.	10	9,5	8	11,5	17	23	21	20,5	19	—	—	1	—
		f.	0	18,9	27,5	36,1	42,2	48	48,8	45,8	46,6	—	—	0	—
	Nr 4	l.	8	6	6,5	9,5	15	24	27	26	29	10,5	7	4	5
		f.	0	21,4	40,5	45,8	60	61,9	63,8	63,8	65,1	57,7	42	0	0
	Nr 9	l.	8	10	12	11	18,5	23	27	32,5	31	26,5	8	5,5	8
		f.	0	0	0	33,6	42,6	44,4	51,3	54,1	53,6	50,4	u.	38,7	18
	Nr 13	l.	7	8	15	10	13,5	18	21	26	25,5	10,5	3,5	—	9
		f.	0	0	0	28	42	43,2	43,5	50	47,7	37,7	—	—	25,3
	M.	l.	8,3	8,4	10,4	10,5	16	22	24	26,3	26,1	15,8	7	3,5	7,3
		f.	0	10,1	17	35,9	46,7	49,4	51,9	53,4	53,3	48,6	42	12,9	8,4
		Cm.³ O_2 pr. l.													0,08
		Cm.³ CO_2 pr. l.													17,1

Die Werte der ersten Experimentserie nach der Methode »Altwerden des Wassers».
Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; betr. Bezeichnungen s. auch Tab. II (S. 55).

haben, nur dass in diesem Fall die Regelmässigkeit im allgemeinen noch besser hervortritt. Wir sehen also hier, wie die Frequenz sehr regelmässig steigt bis zu einem Maximum, von dem sie zu einem Minimum bei niedriger O_2-Spannung hinuntersinkt. Doch konnten nicht alle Tiere diese Reaktion gegenüber der sinkenden O_2-Spannung zeigen, da die Schlusskonzentration (0,08 cm.^{3} O_2 pr. l.) offenbar dem Minimum der Rythmik sehr nahe liegt, oder es geradezu repräsentiert. Eine solche regelmässige Frequenzkurve haben wir noch nicht vor uns gehabt; es ist im besten Falle möglich gewesen, die allgemeinen Züge zu unterscheiden. Jedoch hat dies, wie bereits erwiesen, weniger Bedeutung, da es trotzdem möglich war herauszudeducieren, dass die durch die Rythmik hervorgerufene Wasserströmung, die den Kern des Problems bildet, in grösserer Abhängigkeit von der Länge als von der Frequenz

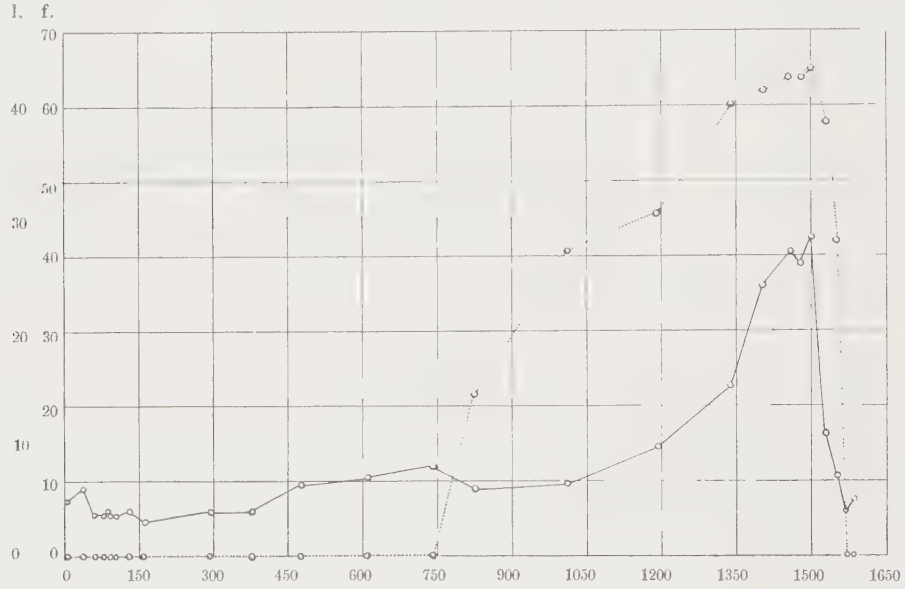

Fig. 20.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 4 auf »Altwerden des Wassers». Die Abszisse = Dauer des Experimentes in Minuten; betr. Figurerklärung s. auch Fig. 7 (S. 58).

steht. Eine andre Tatsache, welche äusserst markant hervortritt, ist die Kongruenz der Längen- und Frequenzmaxima, welche genau zusammenfallen. Das ist sonst wenigstens nicht regelmässig der Fall. Die Ursache zu diesen Inkongruenzen habe ich nicht sicher bestimmen können, sei sie nun in Diskontinuitäten äusserer Art oder in Kompensationsphänomenen zu suchen. Ich zögere nicht, die für diesen Fall vorliegenden Wert als einen vollständig adäquaten Ausdruck der wirklichen Verhältnisse anzusehen, da sie sich im übrigen als äusserst regelmässig und zuverlässig erweisen.

Eine wichtige Tatsache ist, dass das Dyspnoëmaximum und das asphyktische Minimum auch hier bei dieser Experimentenmethodik und in der zugehörigen Kurve, wo die Zeit als Abszisse fungiert, ziemlich scharf diskontinuierlich ver-

bunden sind. Hier könnte man zwar glauben, dass zwischen diesen beiden Reaktionen verschiedene zeitlich verlaufende Adaptionserscheinungen vorhanden sind; denn in der vorher referierten Serie von Experimenten gibt es ja solche, wenn sie auch nicht in den Kurven mit der O_2-Konzentration als Abszisse zu finden sind. In der zugehörigen Tab. II (S. 55), in welcher auch die Zwischenbeobachtungen eingezeichnet sind, sehen wir, dass es ziemlich lange Zeit dauert[1], bis die Tiere, von dem gut gestalteten Intermedium, in asphyktische Verhältnisse übertragen, typisch asphyktisch reagieren. Mit Rücksicht auf dies neue Experiment können wir somit sagen, dass *die Tiere maximale Dyspnoë aufgeben und sich an die Asphyxie sofort ohne oder wenigstens mit sehr abgekürzten Zwischenstadien adaptieren*, wogegen es auch solche Zwischenstadien gibt, nämlich dann, wenn das Tier von einem mehr eupnoischen Stadium kommt. Ich glaube, dass Verschiedenheit in den Mengen von absorbiertem O_2 daran Schuld ist; denn wenn das Tier maximal dyspnoisch ist, so wäre in dem Blut desselben kein Oxyhämoglobin vorhanden, wogegen dies der Fall wäre, wenn das Tier von einem eupnoischen Zustand kommt und zwar findet sich umso mehr davon, je mehr eupnoisch das Tier wäre. Wenigstens steht eine solche Annahme in Übereinstimmung mit physiologischen Tatsachen (Leitch, 1916).

Mit Rücksicht auf die vorige nach der »Wasseraustauschmethode» angeordneten Serie von Experimenten will ich nun hervorheben, dass natürlich dabei Prozesse, die ein »Altwerden des Wassers» verursachen, auch vorhanden sind. Bei den höheren allgemeinen O_2-Konzentrationen ist jedoch davon nichts zu verspüren, weil der O_2-Schwund in diesen Stadien in den Reaktionen der Tiere kaum etwas bedeutet. Anders werden die Verhältnisse bei ärmeren, allgemeinen O_2-Konzentrationen, weil die Tiere nun so ausserordentlich scharf ausgeprägte Reaktionen gegenüber noch so kleinen Veränderungen in der O_2-Konzentration zeigen. Dies ist auch aus der betreffenden Serie von Experimenten zu ersehen; denn wir können von den Zwischenobservationen ablesen, dass die Tiere niemals in den Partialexperimenten mit O_2-armem Wasser zum Stillstand kamen, sondern sich immer und immer wieder adaptierten. Eigentlich laboriert jedes Partialexperiment, ja überhaupt jedes Experiment, in welches Schlamm hineinkommt, in der einen oder anderen Weise mit »Altwerden des Wassers».

Ehe ich dieses Experiment verlasse, will ich auf eine Sache aufmerksam machen: die O_2-Konzentration, die zu Anfang des Experimentes 1 cm.^{3} O_2 pr. l. betrug, war auf den für die Methode »Altwerden des Wassers» unerhört hohen Wert von 17,1 cm.^{3} pr. l. gestiegen, was ohne Zweifel auf den Holzklotz zurückzuführen ist. Doch ich werde späterhin zeigen, dass die Ergebnisse nicht die Re-

[1] Ich will hier betr. Tab. II hinzufügen, dass in den zwei ersten Beobachtungsreihen, nachdem die Tiere in das beinahe O_2-freie Wasser übergeführt wurden (d. $^{6}/_{7}$), die angegebenen Zahlen nicht Mittelwerte sind, sondern nur Werte einer einzelnen Ablesung. Wie die Zahlen, wovon ich mehrere bei jeder Beobachtungsreihe angeführt habe, genügend demonstrieren, wären die Mittelwerte in diesem Fall ziemlich irreführend.

aktionen der Tiere auf das Steigen der CO_2-Konzentration demonstrieren, sondern vielmehr das Verhältnis, wie diese auf den sinkenden O_2-Gehalt reagieren.

Die Durchschnittszahlen und Durchschnittskurven gehen nach der Formel des M-Typ. Der M^1-Wert ist etwas anders und fällt mehr mit der Reaktion der einzelnen Tiere zusammen. Da jedoch die Kurven über die einzelnen Tiere äusserst regelmässig sind, so ist eine Berechnung darüber ganz unnötig.

Ich werde jetzt, zwar nur kurz, eine Serie von Experimenten referieren, welche eigentlich ein CO_2-Experiment komplettieren, das später näher beschrieben werden soll (S. 146 ff.). Diese Serie war auch nach der Methode »Altwerden des Wassers» angeordnet, mit 4 Kuvetten von derselben Grösse, wie in dem eben referierten Experiment, und in jeder Kuvette befanden sich 4 Experimentkulturen, wovon jedoch einige ohne Tiere waren; diese waren in der vorherigen Serie ausgewandert.

Ich habe nur die Reaktionen der Tiere aus zwei Kuvetten angeführt (Tab. VI.). Über diese Kuvetten ist in bezug auf die Tiere nichts besonderes zu bemerken, ausgenommen Nr. 4. aus der ersten Kuvette. Dies ist ein *Tubifex,* dessen Reaktion von grösserem Interesse ist. Das Tier ist bei sinkender O_2-Spannung nicht aus seiner Kultur ausgewandert, was sonst regelmässig geschieht. Der Verlauf der Reaktion ist derselbe wie bei *Limnodrilus.* Wir können also daraus folgern, dass es mit Ausnahme der Auswanderungstendenz keinen weiter ausgeprägten Unterschied zwischen *Tubifex* und *Limnodrilus* in deren Reaktion auf O_2 gibt. Eine Tatsache, die ich nicht nur für dies eine Exemplar bestätigt gefunden habe. Gewissermassen ist der Abfall zur Asphyxie weniger ausgeprägt. Das beruht wohl hauptsächlich darauf, dass auch das Dyspnoëmaximum von *Tubifex*, wenn ein solches ausnahmsweise vorhanden ist, durch grosse Unruhe gekennzeichnet ist, weshalb Länge und Frequenz in höchstem Grade wechseln; infolgedessen sind die Durchschnittswerte für diese letzteren nicht eindeutig. Über die Art der Reaktionen bei den andern Tieren ist in diesem Zusammenhang nichts besonderes zu sagen.

Asphyktische Störungen in der Blutcirkulation.

Der Hinterkörper der *Tubificiden* ist sehr dünn und ganz durchsichtig. Dieser Umstand macht es möglich, wenigstens die gröberen Blutgefässe rein makroskopisch deutlich zu unterscheiden. Ich habe diese Sache zwar keiner genaueren Studie unterworfen, aber einige Beobachtungen, die von Interesse sein können, habe ich doch gemacht. Besonders an asphyktischen Tieren kann man eine Reihe von Eigentümlichkeiten in der Blutcirkulation wahrnehmen, welche sonst nicht zu sehen sind. In dem ventralen Blutgefäss, welches nicht kontraktil ist, fliesst das Blut wie gewöhnlich in gleichmässigem Strom nach hinten. Es ist äusserst leicht erkennbar, wie sich das Blut bei Asphyxie in der Spitze des Hinterkörpers rythmisch sammelt, wobei diese lebhaft rot wird. In diesem Teil des Hinterkörpers findet man »im äussersten Hinterende um den Darm einen Blutsinus mit weiten Kammern,

TABELLE VI.

Kuv. A.

Dat.			1919 10/10	11/10				12/10				13/10			
Ewz.			1^{20}	16^{30}	19	21^{50}	26^{10}	40	44^{15}	46^{45}	49^{10}	64^{5}	67	70^{30}	72^{50}
Temp.			15	15,3	14,8	14,5	15,5	14,5	14,8	16,5	15,8	14,7	15,1	14,2	13,9
L.	Nr 1	l.	6	6	3	5	4	3,5	4	4	4,5	5	5	7	8,5
		f.	0	0	0	0	0	27,8	31,3	32,1	26,3	30,2	32,6	30,8	29,9
	Nr 2	l.	5	6	5	6	6	8,5	7	6	8	7	7	8	6
		f.	0	0	0	0	0	0	20,8	24	23,5	27,4	29,7	24,3	23,5
T.	Nr 4	l.	3	4,5	4,5	3,5	—	2,5	3	2	3,5	3	3	4,5	4
		f.	0	35,5	42	34,3	—	53,2	57,7	58,3	57,1	62,5	63,2	52,2	51
$Cm.^3$ O_2 pr. l.			9												
$Cm.^3$ CO_2 pr. l.			1												

Dat.			Forts.	14/10				15/10						
Ewz.			87^{20}	92^{30}	95^{50}	99^{20}	113	114^{30}	115^{35}	116^{45}	118^{15}	120^{30}	121^{25}	124^{40}
Temp.			14,1	13,4	14,8	14,9	15	14,9	15	15,2	14,9	15,1	15,2	13,9
L.	Nr 1	l.	7,5	9,5	12	12	17	17,5	19,5	21,5	15,5	u.	—	—
		f.	40	43,8	42,2	49,2	51,7	54,1	51,7	50,4	51	u.	—	—
	Nr 2	l.	8	14	13	13	19	19	19,5	16	16,5	18	—	—
		f.	33,9	36,1	36,4	35,7	42,2	42,6	42,6	37,7	38	36,6	—	—
T.	Nr 4	l.	6	6	8,5	9	25,5	24	24	28,5	20	25	16	11,5 u.
		f.	55,6	68,2	70,6	76,9	75	73,2	66,7	75,9	69	61,2	62,5	41,4
$Cm.^3$ O_2 pr. l.														0,06
$Cm.^3$ CO_2 pr. l.														7

Kuv. C.

Dat.			1919 10/10	11/10				12/10				13/10			
Ewz.			1^{20}	16^{30}	19	21^{50}	26^{10}	40	44^{15}	46^{45}	49^{10}	64^{5}	67	70^{30}	72^{50}
Temp.			15	15,3	14,8	14,5	15,5	14,5	14,8	16,5	15,8	14,7	15,1	14,2	13,9
L.	Nr 2	l.	6	5	5	5,5	5	6	6	9	9	11,5	10	9	6,5
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	18,8
$Cm.^3$ O_2 pr. l.			9												3,2
$Cm.^3$ CO_2 pr. l.			1												3,9

Die Werte der zweiten Experimentserie nach der Methode »Altwerden des Wassers». Ewz. = Einwirkungszeit in Stunden und Minuten; betr. Bezeichnungen s. auch Tab. II (S. 55)

der wahrscheinlich die Verbindung zwischen Bauchgefäss und Rückengefäss vorstellt» (Meyer 1917, S. 209). Diese Annahme kann ich jetzt bestätigen. Während unter gewöhnlichen respiratorischen Verhältnissen diese Sinuosität kein grösseres Quantum Blut auf einmal aufnimmt, wird sie unter Asphyxie bedeutend seltener entleert, und dehnt sich beträchtlich aus. Wenn sie sich schliesslich in das dorsale, nach vorn gehende Gefäss entleert, welches rythmisch kontraktil ist, und dessen peristaltischen Wellen gerade von diesem Sinus ausgehen, so bildet das Blut hier dicke Pfeiler, bedeutend stärker als unter normaler O_2-Konzentration, wo das Blut schneller in kleineren Säulen fliesst.

Diese Erscheinung, die offenbar auch Wagner aufgefallen ist (diese Abh., S. 30), ist als eine Lähmung anzusehen. Ich hatte nämlich Gelegenheit, dieselbe Sache bei Tieren zu beobachten, welche sich in stark CO_2-gesättigtem Wasser aufhielten.

Das "O_2-Diffusionsexperiment".

Bisher habe ich über O_2-Experimente berichtet, bei denen ich von höherem zu niedrigerem O_2-Gehalt überging. Nun kann man sich die Frage stellen, ob nicht vielleicht ein umgekehrtes Verfahren eine prinzipiell anders gestaltete Kurve zum Resultat haben könnte. Es ist nämlich nicht ohne weiteres klar, dass die beiden Arten des Verfahrens denselben Erfolg haben.

Um Klarheit in dieser Sache zu gewinnen, machte ich ein Experiment, das folgendermassen angeordnet war: ich liess in einem geschlossenen Aquarium von 4 l. die O_2-Zehrung soweit fortschreiten, bis die Tiere Asphyxie zeigten. Darauf öffnete ich das Aquarium und nahm unter Vermeidung eines Umrührens Wasserproben auf O_2 und CO_2. Die O_2-Analyse zeigte, wie zu erwarten war, eine äusserst niedrige O_2-Konzentration (0,04 cm.^{3} O_2 pr. l.); der CO_2-Gehalt war noch nicht nennenswert gestiegen (4,8 cm.^{3} pr. l.). Durch Ablaufen einer Menge Wassers befand sich die Wasseroberfläche cirka 8 cm. über der Oberfläche der Kulturen. Die Kühleinrichtung fungierte unausgesetzt.

Meine Berechnung war, nach einer Weile sehen zu können, wie die asphyktischen Tiere auf den hereindiffundierenden O_2 zu reagieren anfingen und dadurch die ganze vorher beschriebene O_2-Kurve rückwärtslaufend zu bekommen. Das Resultat, wie aus der hierhergehörigen Tab. VII und den Kurven (Fig. 21) hervorgeht, bestätigt meine Vermutung. Die einzelnen Tiere reagieren mit einer Kurve, welche eine umgekehrte, jedoch getreue Kopie der früher beschriebenen Kurven ist.

Eine Eigentümlichkeit, welche in physikalischen Ursachen wurzelt, tritt in der Tabelle und in der mit deren Hilfe konstruierten Kurve besonders hervor, nämlich dass die Reaktionen der Tiere auf den diffundierenden O_2 bei den verschiedenen Exemplaren zu höchst verschiedenen Zeitpunkten anfangen. Das war mit Rücksicht auf die allgemeine Gleichzeitigkeit, welche wir betreffs des Übergangs vom Dyspnoëmaximum zur Asphyxie in den vorhergehenden Experimenten festgestellt haben,

TABELLE VII.

Dat. $^{13}/_{8}$ 1919

Ewz.		37 v.	0	11	16	20	25	30	35	40	48	55	62	69	81	90	99	110	130	140	149	159	170	180
Temp.		15,2	15,3	15,3	15,3	15,3	15,3	15,2	15,3	15,3	15,1	14,8	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
L. Nr 2	l.	6	3	5,5	8	8,5	—	—	—	4	—	—	—	—	5,5	—	—	—	—	—	5	—	—	—
	f.	0	0	0	0	0	—	—	—	0	—	—	—	—	0	—	—	—	—	—	0	—	—	—
Nr 4	l.	5	6	7,5	10	11,5	8	8	7	8,5	4,5	5	8,5	5	5	7	5,5	4	5	9	23,5	25	30	23
	f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17,8	37,5	u.	40,8	37,5
Nr 8	l.	5	3	7,5	15	15	5	2	—	—	—	—	—	27,5	34,5	38,5	35	39	34,5	35	38	38	37	38,5
	f.	0	0	12,7	0	0	0	0	—	—	—	—	—	35,1	35,1	40	52,2	—	38 u.	45	45,5	41,4	42,9	44,4
Nr 13	l.	—	4	6	—	—	—	19	20	22,5	21,5	25	26	27	20	26	31	27	24	26	29,5	27	29,5	29
	f.	—	0	0	—	—	—	11	27,6	31,7	41,1	36,6	47,7	43,5	u.	53,2	42,6	51	40	42	46,9	38,7 u.	45	36,6
Nr 14	l.	12	6	—	—	—	—	—	—	24	29	27	25	28,5	29	25	20,5	22	22,5	21	19,5	20	18	20,5
	f.	9,9	0	—	—	—	—	—	—	31,5	41,4	48	45,8	46,9	48,8	43,8	46,6	45,8	49,6	45,8	51,7	48,8	48,8	48,4
Nr 15	l.	—	4,5	15	19,5	19	19	17	18	20	19,5	19	21,5	16	13,5	12,5	14	16	9	6,5	8,5	11	9,5	9
	f.	—	0	44,1	50,4	53,6	55	49,6	51	50	53,6	54,1	52,2	43,5	47,4	38	40,5	40	35,1	32,3	35,1	42	34,4	33,7
Cm.³ O_2 pr. l.		0,04																						
Cm.³ CO_2 pr. l.		4,8																						

Betr. Tabellerklärung s. Forts. S. 86.

Forts. v. Tab. S. 85.

Dat.																	$^{14}/_{8}$						$^{15}/_{8}$	
Ewz.			195	217	243	265	371	432	445	465	475	495	500	570	605	650	715	790	930	995	1025	1065	1195	2990
Temp.			15	15	15	15	15,5	15	15	15	15	15,1	15,1	15,1	15	15,1	15,1	15	15	15	15	15	15,2	15,7
L.	Nr 2	l.	4,5	—	—	—	6,5	15	22	27	23,5	23,5	27	28	32,5	32	2	1	2,5	21	8	34,5	29	5,5
		f.	0	—	—	—	0	23	38,2	36,4	38,7	41,4	37,7	35,9	45,8	33,6	0	0	0	u.	0	45,5	47,7	32,4
	Nr 4	l.	26,5	27,5	25,5	29,5	9,5	32	33,5	keine Beobachtungen	31	keine Beobachtungen	keine Beobachtungen	36	42	34	39	39,5	32	31	24,5	24,5	22	5
		f.	30,6	38	45,8	46,6	0	52,2	52,2		53,2			57,7	56,1	51,3	56,1	57,1	58,3	57,1	50	52,6	46,2	42
	Nr 8	l.	32,5	38,5	37	38	25	21	26		29			24	22	18,5	23	16,5	17	16	15	16,5	13,5	6
		f.	40	45,5	44,8	47,4	45,5	52,2	50		48,8			46,6	48	44,1	45,5	44,1	46,6	42,2	40,8	48	43,2	29,7
	Nr 13	l.	28,5	27,5	28	29	26	24,5	25		23,5			24	22,5	19	19	15,5	16,5	16,5	13,5	15	14	6,5
		f.	43,5	53,6	54,5	53,6	54,5	50,4	52,6		53,2			54,1	56,1	54,1	51,3	51,3	51,7	46,9	44,1	51	44,4	33,1
	Nr 14	l.	23,5	18	11	11	6,5	6	7,5		7			7	5	9	6,5	6	5	5	4,5	5	5	5
		f.	51,7	48	42,9	42,6	32,3	31,7	34,1		40,5			30,2	31,3	38,7	30,6	26	28,5	26	25,1	27,2	26,8	0
	Nr 15	l.	10	7	8,5	8	4	6	5,5		6			5	3,5	5	5	3,5	4	5	4,5	4	4,5	5
		f.	42,6	26,9	27,9	25,6	29,3	29,4	28,8		24			21,7	24,6	23,7	16,5	28,3	30,3	30,3	31,3	29,3	32,6	31,5
Cm.³ O_2 pr. l.																					r = 1,4; li = 0,35			5
Cm.³ CO_2 pr. l.																							4,6	2,5

Die Werte des »O_2-Diffusionsexperiments». Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; 37 v. = Observation, die 37′ vor dem eigentlichen, mit fettgedruckter Linie bezeichneten Anfang des Experimentes gemacht wurde; r = rechts; li = links; betr. Bezeichnungen s. auch Tab. II (S. 55).

nicht zu erwarten. Ich hatte die Tiere, nämlich 6 *Limnodrilus*-Exemplare, wie gewöhnlich in Kulturen gesetzt und in einer Reihe an derselben Aquarienwand aufgestellt. Ich konnte beobachten, wie die Tiere nach der Reihe zu reagieren begannen, zuerst die Tiere rechts, dann die Tiere links. (Die Kulturen mit der höchsten Nummerierung standen rechts im Experimentgefäss, darauf folgten der Reihe nach die niedrigeren für die Tiere links. Die Nummerierung ist diskontinuierlich.) Aber nicht nur die Initialreaktion zeigte diese Successivität, sondern diese machte sich auch für andere Momente in der Kurve geltend. Das Tier an der linken Wand zeigte noch mehrere Stunden Asphyxie, als das Tier rechts schon längst das Dyspnoëmaximum überschritten hatte. Die Succession im Reaktionsverlauf zwischen den verschiedenen Tieren war so auffallend, dass mir sofort klar wurde, dass dieser Umstand seinen Grund in Eigentümlichkeiten des Diffusionsverlaufs haben musste, die mir auch wirklich festzustellen gelang. Dass hier ein Einfluss von aussen her zu suchen war, konnte ich ausserdem auf Grund einer Eigentümlichkeit in der Reaktion der Tiere konstatieren; doch dies soll in einer besonderen Abhandlung näher erläutert werden: die Tiere zeigten durch äusserst scharf ausgeprägte *positiv aërotropische* Reaktionen die Richtung der O_2-Zuführung an.

Als das Tier an der rechten Seite das Dyspnoëmaximum vollständig durchlaufen hatte (nach 21 Stunden) und das Tier an der linken Seite noch ganz ausgeprägt dyspnoisch war, wurde das Experiment mit Probenahme abgeschlossen. Dabei fand ich auch

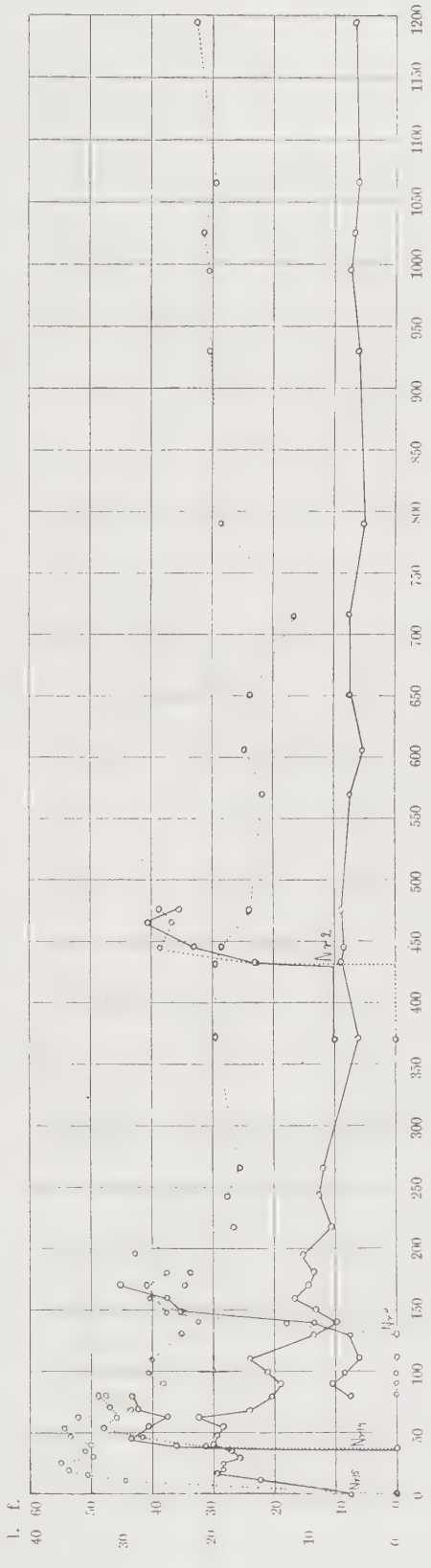

Fig. 21.

Kurve über die Reaktionen der Experimenttiere in dem »O_2-Diffusionsexperiment«. Die Abszisse = Dauer des Experimentes in Minuten; betr. Figurerklärung s. auch Fig. 7 (S. 58).

Unterschiede in der O_2-Konzentration mit sehr hohen Werten. An der linken Wand war die O_2-Konzentration 0,35 cm.^{3} pr. l., an der rechten dagegen auf demselben Niveau 1,4 cm.^{3} pr. l., das heisst cirk. drei mal so hoch. Um noch sicherer zu bestätigen, dass eine O_2-Differenz wirklich vorhanden war, und der vorher erwähnte höhere Wert nicht etwa darauf beruhte, dass z. B. das Wasser im Aquarium bei der ersten Probenahme, welche der O_2-armen Probe galt, gemischt worden wäre, oder dass bei dieser vielleicht eine O_2-reichere Schicht hinuntergesunken und bei der zweiten Probe zur Analyse gekommen wäre, nahm ich an der linken Wand auf derselben Höhe eine neue O_2-Probe, welche 0,63 cm.^{3} O_2 pr. l. zeigte, also eine Konzentration, die noch nicht ganz die Hälfte von dem O_2-Gehalt betrug, welcher an der rechten Wand konstatiert wurde[1]. Damit war festgestellt, dass wir es tatsächlich mit O_2-Konzentrationsdifferenzen auf demselben Niveau an verschiedenen Stellen des Aquariums zu tun haben.

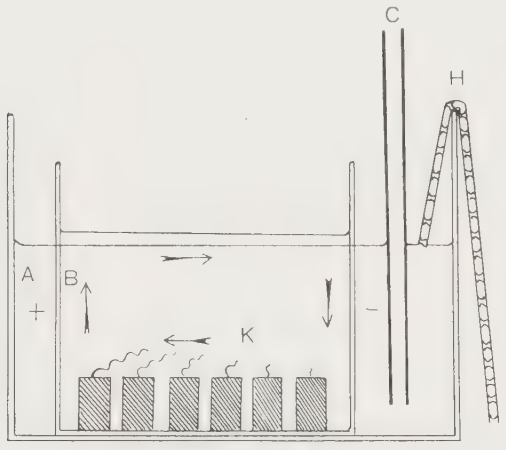

Fig. 22.

A = Aussengefäss; B = Experimentgefäss; K = Experimentkulturen; C = Wasserhahn; H = Heber; + und − bezeichnen die grössere resp. geringere Wassertemperatur; die Pfeile bezeichnen die verschiedenen Wasserströmungen.

Die Erklärung der Erscheinung ist höchst einfach. Sie hatte ihre Ursache in der Anordnung der oben beschriebenen Kühleinrichtung. Das Kühlwasser wurde am Boden des Aussengefässes hineingeleitet und der Wasserüberschuss durch einen Heber an derselben Seite von der Wasseroberfläche abgezapft. Dadurch wurde, infolge der stärkeren Wassercirkulation, dieser Teil des Experimentgefässes etwas kälter als die übrigen Teile des Gefässes, wenn auch der Temperaturunterschied so gering war, dass er sich nicht mit einem gewöhnlichen Thermometer feststellen liess. Die Folge dieses Temperaturunterschiedes bestand in einem Wasserstrom in bestimmter Richtung im Experimentgefäss. An der kälteren Wand wurde das Wasser abgekühlt. Dieses Wasser wurde infolgedessen schwerer und sank auf den Boden des Aquariums, während an dessen Stelle Wasser von der linken Seite angezogen wurde. An der linken Wand musste naturgemäss ein equivalenter Strom von unten nach oben entstehen (Fig. 22). Das Wasser der Oberfläche, welches an der rechten Wand auf den Boden sank, hatte aus der Luft Sauerstoff aufgenommen, der sich an der rechten Seite ansammelte und den Tieren hier zu Gute kam, während die Tiere an der linken Seite erst sehr spät mit absorbiertem O_2 in Kontakt kamen.

[1] Der Unterschied in dem Resultat der letzten Analyse der O_2-Probe dieses Teils des Experimentgefässes beruht darauf, dass ich vorher leider das Wasser im Aquarium umgerührt hatte bei einer Untersuchung über eventuelle lokale Temperaturunterschiede. Ich kam nämlich erst nach einer Weile auf den vorhin skizzierten Einwand, der gemacht werden könnte.

Es ist also die Erklärung für die Succession in der Reaktion der Tiere nicht schwer zu finden. Aber wenn man sieht, wie an und für sich minimale, rein physikalische Gleichgewichtsstörungen vorkommen können, und derartige grosse Wirkungen hervorbringen, so ist dies einerseits ein Memento gegenüber allzu weitschweifigen physiologischen Spekulationen, bedeutet aber andrerseits eine Aufforderung, zu untersuchen, ob wir nicht schon in den äusseren Umständen die Ursachen für den Reaktionsverlauf zu suchen haben, auch wenn das System scheinbar stabil ist. Eine Sache, auf die wir später zurückkommen werden.

Wir haben eine ausreichende Erklärung für die Successivität bekommen. Nr. 14. schien eine Ausnahme zu bilden, da sie später als Nr. 13. (s. Tab. VII) reagierte, aber das hat seine Ursache darin, dass das erstere Exemplar seinerzeit ganz in den Schlamm gekrochen, und infolgedessen nicht in Kontakt mit O_2 gekommen war. Sobald das Tier jedoch an die Schlammoberfläche kam, reagierte es auf O_2, womit es nun in Kontakt kam. Auch Nr. 2. zeigt eine Unregelmässigkeit, indem das Tier nach einiger Zeit vom Dyspnoëzustand plötzlich wieder in asphyktischen überging, jedoch danach wieder dyspnoisch wurde. Wahrscheinlich lag hier eine Unregelmässigkeit in der Strömung im Experimentgefäss vor und die Folgen einer, wenn auch geringen Perturbation, kann man bei dem unerhört labilen Dyspnoëmaximum leicht voraussehen.

Das Bemerkenswerteste in den Kurven ist der schnelle Abfall (oder hier besser gesagt: die Steigung) zwischen Asphyxie und Dyspnoë, was sowohl für die Längen- wie für die Frequenzkurve in demselben Grade in Erscheinung tritt. Intermediäre Stadien gibt es nicht oder sind jedenfalls von ganz ephemerer Dauer; denn, *trotz dicht aufeinanderfolgender Beobachtungen* (s. Tabellen und Kurven) habe ich solche nie gesehen. Zu Anfang machte ich sehr dicht aufeinander folgende Ablesungen, und sobald ein Tier auf O_2 zu reagieren anfing, registrierte ich es. Das hat zur Folge, dass das so gut wie augenblickliche Auftreten der maximalen Dyspnoëreaktionen sehr scharf in den Kurven hervortritt.

Für die Tiere mit niedrigerer Nummerierung (Nr. 2) tritt, oder richtiger gesagt, sollte eigentlich diese Eigenschaft nicht mit derselben Schärfe in der Kurve hervortreten, auf Grund der grösseren Zeitspanne zwischen den einzelnen Ablesungen. Indessen habe ich keine gerade Linie gezogen zwischen den eine Stunde früher registrierten asphyktischen Reaktionen und den später registrierten Reaktionen auf diffundierenden O_2, da ich in meinem Protokoll über die Experimente, betr. der infragekommenden Tiere und Beobachtungsumstände verzeichnet habe, dass das Tier kurz vorher auf O_2 zu reagieren anfing. Infolgedessen wäre eine gerade Linie zwischen Asphyxie und der nächstfolgenden Dyspnoëobservation gänzlich irreführend gewesen. Statt dessen habe ich den Verlauf der Kurve zwischen diesen Punkten in Form eines Winkels dargestellt, sowohl für die Länge als auch für die Frequenz.

Es ist deshalb ganz unmöglich, eine allmählich verlaufende Reaktion in dem Schenkel der O_2-Kurve zu sehen, welcher zwischen maximaler Dyspnoë und Asphyxie liegt. Dieser Teil lässt sich auf keine Weise ausdehnen, wenigstens nicht

betreffs der Längenreaktion. Die Frequenz ist hierbei komplizierter; denn ihr Maximum tritt oft früher ein, wenn wir von höheren auf niedrigere O_2-Konzentrationen übergehen; aber auf der Grenze zur Asphyxie tritt doch ein sehr schneller Abfall von relativ hohen Werten hinunter bis zu 0 in Erscheinung. Kommen in den Tabellen hier und da Zahlen vor, welche einen gleichmässigeren Übergang andeuten könnten, etwas äusserst seltenes, so beruht das nur darauf, dass, wie mehrfach gesagt, das eine oder andere Tier bei eintretender Asphyxie grosse Unruhe zeigt, was sich in stark wechselnden Längenreaktionen zu erkennen gibt, indem das Tier einmal hoch oben, und plötzlich tief unten ist, eine mehrmals wiederholte Reaktion zwischen Dyspnoë und Asphyxie; aber die Diskontinuität bleibt doch bestehen, wenn sie auch schwerer zu registrieren ist. Dieselbe Unruhe zeigte sich auch in der Rythmik [1].

Die Folge hiervon ist, dass die Tiere bei Zufuhr von kleinen O_2-Mengen bei niedriger O_2-Konzentration entweder eine maximale Reaktion zeigen oder aber sie reagieren überhaupt nicht. Es ist *nicht möglich, diesen Teil der Kurve auszudehnen,* weder in dem Wasseraustauschexperiment, noch in der Methode »Altwerden des Wassers», noch in dem O_2-Diffusionsexperiment, trotzdem diese beiden letzteren Methoden alle Möglichkeiten für eine feinere Dosierung des O_2 bieten. Im Gegenteil tritt hier die Diskontinuität durch die präzisen Reaktionen des Tieres am allerschärfsten hervor. Besonders die erste Steigung (zwischen Asphyxie und Dyspnoë) verläuft äusserst schnell, und dauert nur ein oder zwei Sekunden.

In diesem Experiment kongruieren die Maxima der Längen- und Frequenzkurven. Daraufhin sinken Länge und Frequenz vom Dyspnoëmaximum ziemlich schnell, wenn auch mit vielen, weniger bedeutenden Unregelmässigkeiten, hinunter zum normalen rythmischen Zustand. Im übrigen wirkt das Dyspnoëmaximum in bezug auf Länge und Frequenz ausgedehnter, als es sonst der Fall zu sein pflegt. Wir müssen aber in Berechnung ziehen, dass die O_2-Diffusion etwas anderes ist als Wasseraustausch und O_2-Zehrung, und weiter, dass die Abszisse hier die Zeit und nicht die O_2-Konzentration darstellt. Doch sind die Kurven des O_2-Diffusionsexperimentes im Prinzip den vorher auseinandergesetzten, respiratorischen Kurven unverkennbar gleich.

Jedenfalls steht fest, dass die respiratorische Kurve reflectorisch von dem vorhandenen O_2 bestimmt wird, und dass z. B. der Abfall von maximaler Dyspnoë zur Asphyxie nicht durch eine allmähliche, pathologische Erschöpfung oder Vergiftung, infolge einer Akkumulation anaërober Destruktionsprodukte hervorgerufen wird. Vielmehr reagieren die Tiere, sobald O_2 zugeführt wird, ohne Rücksicht darauf, ob das Wasser gegen neues ausgetauscht wird, oder ob, wie in diesem Diffusionsexperiment, die Veränderung *nur in* einer *O_2-Zufuhr* besteht.

Am nächsten Tag machte ich eine neue Ablesung und Wasseranalyse. Jetzt

[1] Hier wäre es am Platz gewesen, die Dispersion zu berechnen, doch tritt auch ohne diese Berechnungen der Verlauf der Reaktion deutlich hervor.

war es nicht mehr möglich Unterschiede in der O_2-Konzentration an verschiedenen Stellen des Aquariums zu finden. Der Zustand hatte sich also stabilisiert, und auch die Tiere zeigten in ihren Reaktionen keinerlei diesbezüglichen Unterschiede.

Tägliche Periodizitäten in den Reaktionen der Tubificiden.

Ich hatte mehrmals Gelegenheit, eine tägliche Periodizität zu konstatieren in den Reaktionen der *Tubificiden* auf Veränderungen im Medium, deren Art sich in respiratorischer Hinsicht unter gewissen Umständen je nach der Tageszeit ändern konnte. Oftmals habe ich die grosse Fähigkeit des Schlammes hervorgehoben, O_2 zu zehren; denn in einem geschlossnen Gefäss konnte jede Spur vom O_2 des Wassers verschwinden, weshalb die vorhandenen Tiere Asphyxie zeigen mussten. Es nisten sich jedoch häufig grüne Algen ein, welche schnell an Zahl zunehmen und eine grüne Schicht an der Innenwand des Gefässes bilden, die dem Licht am meisten ausgesetzt ist. Bei günstigen Lichtverhältnissen entwickeln die Algen bei der CO_2-Assimilation O_2, der in das Wasser diffundiert.

Ich habe bereits betont, dass äusserst geringe Veränderungen in der O_2-Konzentration bei dem Übergang von Asphyxie zur Dyspnoë und umgekehrt ganz unerhörte Wirkungen hervorrufen können in der Reaktionsart der Tiere, aus dem Grunde, weil das asphyktische Minimum und das dyspnoische Maximum unmittelbar und diskontinuierlich zusammenstossen. Beim Sonnenlicht rief der von den Algen produzierte O_2 eine maximale Reaktion bei den Tieren hervor, während bei eintretender Dämmerung, oder sogar nur Bewölkung, die Tiere ziemlich schnell in den Zustand der Asphyxie übergingen. Diese Erscheinung wiederholte sich mit solcher Pünktlichkeit, dass ein Irrtum hierbei unmöglich war. Im übrigen muss hervorgehoben werden, dass Licht, wenigstens schwaches, an und für sich keinerlei Wirkung, weder auf die Körperlänge der Tiere, noch auf ihre Rythmik hatte, da ihre Reaktionen unter gewöhnlichen experimentellen Umständen, d. h. ohne Algen, im Dunkeln wie im Tageslicht gleichartig verliefen, wenn sie auch, wie ich in Übereinstimmung mit Erhard (1922) gefunden habe, negativ »phototropisch» sind.

Ich werde nun einen tabellarischen Auszug aus einem Protokoll über ein Experiment von diesem Typus wiedergeben. Der Schlamm mit den Tieren, es waren lauter *Tubifex*, wurde in einen Zylinder gegeben, der im übrigen bis zum Rande mit O_2-freiem Wasser gefüllt war und vollkommen hermetisch verschlossen wurde. Nachdem er einige Tage gestanden hatte, und die Tiere, auf Grund des eintretenden O_2-Mangels, bald in ununterbrochene Asphyxie getreten waren, fingen sie an, nachdem sich an der beleuchteten Wand des Gefässes eine Algenhaut gebildet hatte, tägliche periodische Erscheinungen zu zeigen. Das Experiment wurde am 26. IX. 1919 aufgestellt, wobei ich in das Experimentgefäss sehr schlechtes Wasser (1 cm.^{3} O_2 und 14,6 cm.^{3} CO_2 pr. l.) goss.

TABELLE VIII.

Beobachtungen:	Lichtverhältnisse:	Reaktionen:
Am 28. IX.		Asphyxie
Am 29. IX. 11^{h} vorm.	sonnig (wenige grüne Algen vorhanden)	eine Tendenz von Asphyxie zu Dyspnoë überzugehen
Am selben Tag 5^{h} nachm.	Dämmerung	Asphyxie allgemein
Am selben Tag 8^{h} nachm.	dunkel	Asphyxie allgemein
Am 30. IX. 11^{h} vorm.	sonnig	typische Dyspnoë
Am selben Tag 6^{h} nachm.	Dämmerung	Asphyxie
Am selben Tag 10^{h} abends	dunkel	Asphyxie
Am 1. X. 11^{h} vorm.	wolkig	einige Tiere dyspnoisch, die anderen asphyktisch
Am selben Tag 7^{h} abends	dunkel	Asphyxie
Am 2. X. 11^{h} vorm.	wolkig und nebelig.	Asphyxie
Am selben Tag 12^{h} mittags	es wurde gleich sonnig	die Tiere gingen von Asphyxie zu Dyspnoë über
Am selben Tag 3^{h} nachm.	sonnig	Dyspnoë
Am selben Tag 5^{h} nachm.	Wolken und Dämmerung	asphyktisch
Am 3. X. 1^{h} nachm.	sehr wolkig	asphyktisch
Am selben Tag 2^{h} nachm.	es wurde gleich sonnig	die Tiere gingen von Asphyxie zu Dyspnoë über
Am selben Tag 2^{30h} nachm.	wolkig	die Tiere gingen von Dyspnoë zu Asphyxie über
Am selben Tag 3^{h} nachm.	wolkig	Asphyxie
Am 4. X.	wolkig und die Gardinen heruntergezogen	Asphyxie
Am 5. X. 1^{h} nachm.	vorher wolkig, es wurde sonnig	die Tiere gingen sofort von Asphyxie zu Dyspnoë über
Am selben Tag 5^{h} nachm.	Dämmerung	Asphyxie
Am 6. X.	»schlechtes Licht»	Asphyxie
Am 7. X. 12^{h} mittags	»gute Lichtverhältnisse»	Dyspnoë
Am selben Tag 5^{h} nachm.	Dämmerung	Asphyxie
Am 8. X. 12^{h} mittags	wolkig	Asphyxie
Am 9. X. 11^{h} vorm.	»gute Lichtverhältnisse» (die Algenflora reich ausgebildet)	Dyspnoë, die nicht wie vorher von maximalem Typus war, sondern mehr eupnoisch
Am selben Tag; später	»nicht besonders gute Lichtverhältnisse»	noch Dyspnoë
Am selben Tag 6^{h} nachm.	dunkel	Asphyxie

Weiter habe ich keine Aufzeichnungen gemacht bis zum 12. X., wo ich das Experiment unterbrach und dabei notierte, »dass die Beobachtungen der letzten Tage dasselbe Resultat ergeben haben». Jedoch war, wie schon aus dem Protokoll für d. 9. X. zu ersehen ist, das Umschlagen im einzelnen Fall nicht so scharf wie vorher, infolge der reicheren Entwicklung der Algen.

Wie man ohne weiteres sieht, repräsentiert dieses Experiment keine genauere stündliche Beobachtungsserie mit bestimmt angegebener Lichtstärke. Dazu war die Zeit zu knapp. Aber es beweist doch zur Genüge die vollständige Parallelität zwischen der Beleuchtung und der Reaktion der Tiere bei Vorhandensein von Algen.

Als ein weiteres Resultat kann verzeichnet werden, dass das Experiment die drohenden Folgen einer eventuellen Anwesenheit von Algen demonstriert. Wir haben gesehen, welch ein schwieriger Faktor die O_2-Zehrung ist. Die Assimilation der Algen ist ein Faktor, der entgegengesetzt wirkt, aber der noch schwieriger zu berechnen ist. Ich habe die ganze Zeit diese eventuelle Fehlerquelle im Auge behalten, weswegen ich auch das Experimentgefäss dann und wann sorgfältig gewaschen und den Schlamm in den Kulturen gewechselt habe. Bei Experimenten, welche lange Zeit und grosse Ruhe erforderten, habe ich so weit wie möglich das Licht durch Kartonschirme ausgeschlossen und ferner als Standort den dunkelsten Teil des Laboratoriums gewählt.

Weiterhin ist das Ergebnis von Bedeutung, dass die Möglichkeit, diese Periodizität zu konstatieren ein Beweis für den bereits erwähnten eigentümlichen, diskontinuierlichen Verlauf der respiratorischen Kurve an der Grenze von Dyspnoë und Asphyxie ist. Hätte diese Diskontinuität nicht existiert, sondern wäre der Unterschied von geringeren Dimensionen gewesen, so wäre es unmöglich, wenigstens ohne weiteres, bemerkbare Reaktionen zu konstatieren. Bei *Tubifex,* der in diesem Experiment zur Anwendung kam, verstärkt sich ausserdem die Reaktion in hohem Grade dadurch, dass die Tiere bei Asphyxie auch »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung» zeigen, sich dagegen bei nicht zu stark ausgeprägter Dyspnoë im Schlamm normal orientieren, oder wenigstens dauernd keine Lokomotionen oberhalb der Schlammoberfläche zeigen.

Als ein letztes wichtiges Moment demonstriert dieses Experiment in auffallender Weise die in respiratorischer Beziehung äusserst grosse Labilität, die in dem Milieu der episapropelischen Fauna herrscht. Diesen Umstand habe ich schon vorher betont, und dabei noch besonders hervorgehoben, welch grosse Wirkung gerade diese Labilität auf die Anpassungen der zugehörigen Fauna haben muss. Es ist ja leicht zu verstehen, dass die Experimentobjekte, wenn es gilt, das Milieu aktiv auszunützen, eine grosse Resistenz gegen O_2-Mangel haben müssen. Die Eigentümlichkeit des Mediums, welche dieses Experiment demonstriert, ist als eine »*temporäre Labilität*» zu bezeichnen. Nun will ich keineswegs behaupten, dass diese täglichen Unterschiede als allgemeine Regel vorkommen; jedenfalls gibt es annuelle Variationen, welche sich gerade in den von Naumann beschriebenen Successionen im Wasserleben zeigen. Streng ge-

nommen sind auch diese Successionen, genau so, wie die vorher behandelten, täglichen Periodizitäten: eine Folge der Labilität des Mediums.

Durch O_2-Mangel hervorgerufene Störungen in der Nahrungsaufnahme.

Ich habe bereits darüber berichtet, dass bei niedriger O_2-Spannung die *Tubificiden* und auch *Lumbriculus* konstant den Darm von früher aufgenommenem Detritus entleeren und dann aufhören Detritus abzusetzen. Diese Eigentümlichkeit geht mit Rücksicht auf die *Tubificiden* klar hervor aus Tab. IX. Das entsprechende Experiment war folgendermassen angeordnet: Die Experimentkulturen waren um-

TABELLE IX.

	1919								
Dat.	29/9	30/9		1/10		2/10		3/10	
Ewz.	0	1360	0	1275	0	1405	0	1345	0
Temp.	13	13	13,5	13,8	15	14,5	16	14,5	15,9
L. Nr 1 (0,016)		0,027		0,019		0,008		0,006	
L. Nr 2 (0,021)		v. D.		0,026		0,042		0,025	
L. Nr 3 (0,022)		0		0		0,017		0,005	
Cm.³ O_2 pr. l.	—	3	10,3	7,9	8,2	5,4	5,7	4	5,2
Cm.³ CO_2 pr. l.	—	4,4	g	3,8	1,3	4	1,9	3,5	3,5

Forts.

	1919						
Dat.	4/10		5/10		6/10		
Ewz.	1350	0	1285	0	1135	0	240
Temp.	14,9	15,4	15	15	14,3	15	15
L. Nr 1 (0,016)	0,022		0,019		0		w. D.
L. Nr 2 (0,021)	0,018		0,008		0		0
L. Nr 3 (0,022)	0,015		0,011		0		w. D.
Cm.³ O_2 pr. l.	1,3	2,1	0,04	0,25	0	0,73	0,04
Cm.³ CO_2 pr. l.	6,5	2,8	5,2	6,4	7,6	6,8	—

Die Werte des Experiments, in welchem die von den Tieren unter verschiedenen O_2-Konzentrationen abgesetzte Detritusmenge (in der Tabelle in gr. angegeben) bestimmt wurde. Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; v. D. = viel Detritus; w. D. = wenig Detritus; g. = geringe Menge von CO_2. Die Zahlen in ( ) nach der Nr. des Tieres = dessen Gewicht in gr. Übrige Bezeichnungen wie in den vorigen Tabellen (s. Tab. II. S. 55).

gekehrt orientiert (s. Fig. 23), wobei die Mündungen der Röhren mit Stramin überbunden waren. Wie ich schon früher beschrieben habe, orientieren sich die Tiere unter diesen Bedingungen mit dem Hinterkörper nach unten, ganz auf dieselbe Art und Weise, wie sie sich unter normalen Verhältnissen mit dem Hinterkörper nach oben orientieren. Der Stramin bot hierbei kein Hindernis, da er ziemlich weitmaschig war. Der Detritus, den die Tiere jetzt abgaben, fiel auf den Boden des Aquariums und wurde da, getrennt für jedes Tier, auf Uhrgläsern aufgefangen. Dieser Detritus wurde im Trockenschrank getrocknet und dann gewogen. Es ist zu bemerken, dass ein neues Uhrglas in das Experimentgefäss eingeschoben wurde, sobald das alte für die Analyse herausgenommen war. Es waren diesmal *Limnodrilus*-Individuen mit denen experimentiert wurde. Die zugehörige Tabelle zeigt, wie die Tiere anfangs grosse Mengen von Material absetzten, aber damit bei einer O_2-Konz. von 0,04 cm.^{3} pr. l. ganz aufhören. Dieses Sistieren geschieht plötzlich, d. h. ein graduelles Abnehmen, im Zusammenhang mit der abnehmenden, in der Wasseranalyse bestimmten O_2-Konzentration, ist nicht zu bemerken. Die abgesetzte Detritusmenge wechselt zwar mit den verschiedenen O_2-Konzentrationen, aber diese Variationen gehen auf und nieder und sind verschieden bei verschiedenen Tieren; es existiert hierbei offenbar kein direkter Zusammenhang. Die betreffenden Fluktuationen in der Detritusabsetzung können andre Ursachen als Veränderungen in der O_2-Konzentration haben [1]. Aber das *Aufhören der Detritusabsetzung bei O_2-Mangel* setzt bei allen Exemplaren gleichzeitig ein, einerlei, welchen Umfang diese Funktion vorher hatte, und dieses Sistieren in der Nahrungsaufnahme hält an, solange sich der O_2-Mangel geltend macht. Es ist infolgedessen klar, dass in diesem Fall ein bestimmter Zusammenhang besteht zwischen Veränderungen in der Nahrungsaufnahme und Veränderungen in der O_2-Konzentration.

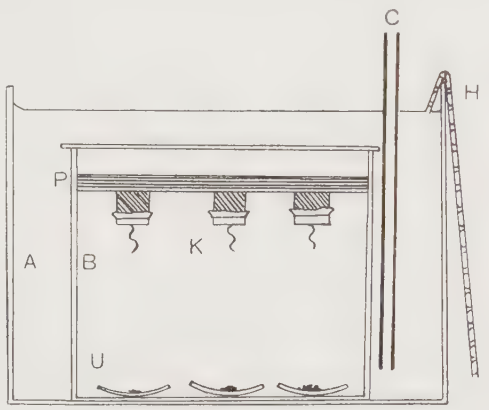

Fig. 23.

A = Aussengefäss; B = Experimentgefäss; K = Experimentkulturen; C = Wasserhahn; H = Heber; U = Uhrgläser; P = Holzplatte.

Jedoch die Feststellung der spezifischen O_2-Konzentration, welche die Grenze bildet für die Fähigkeit der Tiere, Nahrung aufzunehmen, ist keineswegs leicht. Ich habe bereits eine Eigentümlichkeit des Mediums berührt, nämlich die äusserst schnelle O_2-Zehrung, besonders wenn man sich bei der Experimentanordnung eines Holzklotzes bedient. Das war der Fall in diesem Experiment, wo ich einen solchen benutzte, um die Kulturen in nach unten gekehrter Lage zu halten. Geht die

[1] Zu bemerken ist jedoch, dass die O_2-Konzentration in jedem Partialexperiment schnell abnahm, und um gute experimentelle Resultate zu bekommen, wäre gerade ein langsames Abnehmen nötig gewesen.

O_2-Zehrung schnell vor sich, so wird die Grenze nach unten verschoben, weil es eine gewisse Zeit nimmt, bis die Tiere den Darm entleert haben. Im übrigen ist es nicht klar, inwieweit der Hemmungsprozess reflektorisch geschieht, oder ob er abhängig ist von einer allgemeinen und langsam verlaufenden Zustandsveränderung. Auf Grund der genannten Ursachen kann es sein, dass die Grenzkonzentration, welche das betreffende Experiment gab (0,04 cm.^{3} O_2 pr. l.), viel zu niedrig ist. Denselben Fehler hat das Experiment, welches Anlass zu Tab. V. (S. 79) gab, wo die Kulturen gleichfalls an einer Holzplatte befestigt waren. Hier fuhren sie fort, Detritus abzusetzen [1], noch bei einer Konzentration von 0.08 cm.^{3} O_2 pr. l.

Um die Minimumgrenze zu bestimmen, kann man nach 2 Prinzipien vorgehen. In dem einen Fall benutzt man die kontinuierlich verlaufenden Konzentrationsänderungen, wie sie gerade hier bei der O_2-Zehrung vorliegen. Dann darf aber diese nicht zu schnell verlaufen, sondern die Tiere müssen Zeit haben, sich den Konzentrationsverminderungen anzupassen. Ich habe in verschiedenen O_2-Experimenten besonders auf die höchsten O_2-Werte geachtet, wenn die Tiere aufhörten Nahrung aufzunehmen, dadurch dass ich aus eben angeführten Gründen davon ausging, dass solch hohe Werte angeben, dass die Tiere mit ihrem Anpassungsvermögen der O_2-Zehrung folgen konnten. In Experimenten dieser Art fand ich, dass die O_2-Konzentration, dann, wenn die Tiere aufhörten Nahrung zu sich zu nehmen, *0,43 cm.^{3} O_2 pr. l.* betrug.

In dem andern Fall kann man ausgehen von dem Stadium, wo die Tiere aufhören Detritus abzusetzen, und kann dann die O_2-Konzentration steigern. So erhält man zwei Grenzwerte, erstens die höchste O_2-Konzentration, bei der die Tiere noch nicht angefangen haben Detritus abzusetzen, und zweitens die niedrigste O_2-Konzentration, bei der die Tiere Detritus absetzen. Zwei solche Werte kommen gerade in der eben angeführte Tab. IX. vor. Als die O_2-Konzentration auf 0,04 cm.^{3} pr. l. gesunken war, wechselte ich das Wasser und setzte Wasser mit 0,25 cm.^{3} O_2 pr. l. zu. Die Tiere setzten keine Spur Detritus ab, hatten also nicht angefangen Nahrung aufzunehmen, obwohl sie dazu fähig waren, nachdem die O_2-Konzentration auf 0,73 cm.^{3} pr. l. erhöht war. Wir sehen also, dass wir die Grenze für den Umschlag der Nahrungsaufnahme der Tiere bei einer O_2-Konzentration zwischen 0,25 cm.^{3} pr. l. und 0,73 cm.^{3} pr. l. zu suchen haben. Das stimmt völlig überein mit dem Wert, den wir eben anführten (0,43 cm.^{3} pr. l.), welcher ja zwischen die beiden Grenzwerte fällt. Es ist klar, dass die beiden Werte theoretisch gesehen zusammenfallen müssen, d. h. das Sistieren und Einsetzen der Nahrungsaufnahme muss bei ein und derselben O_2-Konzentration stattfinden. Mit Hilfe andrer experimenteller Resultate war es sogar möglich, diese beiden Grenzwerte einander so nahe zu bringen wie 0,34—0,57 cm.^{3} O_2 pr. l., was ja auch mit dem vorher angeführten Werte übereinstimmt.

---

[1] Betr. der Detritusabsetzung habe ich weder in dieser noch in den anderen Tabellen Angaben gemacht (nur mit Ausnahme von der oben angeführten Tab. IX.).

Anfangs ging ich bei meinen Experimenten von dem Gesichtspunkt aus, dass der erwähnte Absturz vom Dyspnoëmaximum der Längenreaktion und der Rythmik, welches für diese beiden Funktionen im grossen und ganzen dasselbe ist, wenn auch das Maximum der Längenreaktion oft bei einer niedrigeren O_2-Konzentration liegt, auch durch eine Diskontinuität betreffs der Nahrungsaufnahme charakterisiert werde. Dem entspricht bei genauer Untersuchung das Analysenresultat nicht. Während für die Länge dieser Absturz erst bei einer O_2-Konzentration von fast 0,08 bis 0,09 cm.^{3} pr. l. zu suchen ist, und das Sistieren der Rythmik, wenn es auch variabler ist, ungefähr bei derselben O_2-Konzentration stattfindet, so ist dagegen die kritische O_2-Konzentration für die Nahrungsaufnahme bedeutend höher, wie gesagt, 0,43 cm.^{3} O_2 pr. l. Das beweist, dass wir schon in einem ziemlich frühen Stadium in dem dyspnoischen Teil der respiratorischen Kurve mit inframinimalen O_2-Konzentrationen zu rechnen haben. Betreffs *Lumbriculus'* habe ich keine nähere Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen O_2-Gehalt und Aufhören der Nahrungsaufnahme gemacht.

Wir sehen, wie riesig schwer es ist, solche kritischen Konzentrationen zu bestimmen, und mit welch genauer Sorgfalt man vorgehen muss, um annähernd adäquate Werte, selbst für eine einzelne Funktion, zu erhalten. Wenn wir experimentell bestimmen wollten, wie die Beschaffenheit des normalen Milieus der Tiere numerisch zu formulieren wäre, so fürchte ich, dass es misslingen würde; denn in einem solchen Wert sind eine unglaubliche Menge von Faktoren sehr kompliziert mit einander verknüpft. Darum bin ich der Meinung, dass Fehlmann (1917) allzuweitgehende Schlüsse aus seinen Experimenten zieht, welche ebenso wie einige von meinen eigenen nach der Methode »Altwerden des Wassers» angeordnet waren, wenn er glaubt, dass die Minimumkonzentrationsgrenzen, die er erhielt, und die dadurch bezeichnet sind, dass das Tier noch *zu leben vermag*, auch in der Natur als Grenzen gelten. Wir sehen hier, wie bereits in vielen Fällen, dass die Laboratoriumsexperimente mit den natürlichen Bedingungen schlecht übereinstimmen. Bei diesen letzteren haben wir mit der Zeit als einem mächtigen Faktor zu rechnen, während Laboratoriumsexperimente trotz aller Sorgfalt leicht einen akuten Charakter bekommen. Nichts destoweniger ist das von Fehlmann aufgestellte System für den O_2-Bedarf der verschiedenen Tierarten äusserst wertvoll und die dagegen gerichtete scharfe Kritik von Steinmann und Surbeck (1918) ist, nach dem was ich wenigstens teilweise beweisen konnte (Alsterberg 1920), gänzlich falsch.

Fehlmann macht mehrere Versuche, eine Reihe verschiedener Formen in sein System einzuordnen. Bezeichnend dafür, wie unbekannt eigentlich die Ökologie der Bodenformen ist, sind seine Zusammenstellungen über diese und über frei lebende Formen, ohne im geringsten zu berücksichtigen, dass die Bodenformen, trotz der Wasseranalysen, welche scheinbar ein homogen beschaffenes Medium angeben, unter ganz anderen respiratorischen Bedingungen leben. Wohin die *Tubificiden* zu stellen sind, darüber kann ich erst am Schluss dieser Abhandlung ein Urteil abgeben (S. 136).

Die Darmatmung.

Bisher habe ich die rythmischen Bewegungen und die Längenveränderungen behandelt, welche Bewegungstypen, die offenbar zusammenwirken, von respiratorischer Art sind. Ausserdem habe ich aber im Lauf der Untersuchung eine andere Vorrichtung gefunden, welche ebenfalls respiratorische Bedeutung hat. Es gelang mir nämlich bei Tieren, welche sich in Asphyxie befanden und danach in frisches, O_2-reiches Wasser gebracht wurden, einen *Darmatmungsapparat* zu konstatieren. Indessen ist es mit fast unüberwindlichen Schwierigkeiten verbunden, exakte quantitative Untersuchungen hierüber anzustellen, und meine diesbezüglichen Studien befinden sich immer noch in einem präliminären Stadium; doch habe ich schon eine Reihe qualitativer Ergebnisse zu verzeichnen.

Bei den *Tubificiden* öffnet sich beim Einsetzen der Darmatmung die Aftermündung, die sonst bei jeder geringsten kleinen Unruhe geschlossen ist. Gleichzeitig beginnt in dem distal oft glockenförmig dilatierten Darm eine äusserst lebhafte, vorwärtsgerichtete Flimmerbewegung. Die Flimmerhaare[1], die nur distal vorhanden sind (bei lebenden Tieren allenthalben nur da möglich zu entdecken), machen ihre effektiven Bewegungen in proximaler Richtung, aber nicht über das ganze flimmernde Areal auf einmal, sondern in Wellen, die von der Aftermündung aus ein Stück vorwärts gehen. Gleichzeitig ist eine andere rythmische Bewegung vorhanden. Der Darm zeigt nämlich eine Serie von aufeinander folgenden Kontraktionen und Dilatationen, welche pulsierend von hinten nach vorn schreiten, in meinen Experimenten mit einer Frequenz von cirka 10 Pulsschlägen pro Minute. Die Afteröffnung und der distale, dilatierte Teil des Darmes nehmen an diesen Dilatationsbewegungen nicht teil; denn diese fangen erst etwas weiter nach innen zu an. Die bei jeder Pulsation dilatierte Strecke ist kurz und erstreckt sich ungefähr auf ein ganzes Segment, statt dessen aber finden wir viele solche aufeinander folgende Pulssysteme, die am ganzen Darm gleichzeitig anheben. Die Strecken des Darmes, welche zwischen den propulsatorischen Wellensystemen liegen, sind stark kontrahiert und haben ein vollständig verengtes Lumen.

Die Schliessbewegung der Aftermündung erfolgt nur als Reaktion auf äussere Störungen, aber diese brauchen nur minimal zu sein, um eine Wirkung auszulösen. Gleichzeitig kontrahiert sich der ganze Darm, und man kann dann weder von einer Flimmerbewegung noch von einer dilatierenden Rythmik die geringste Spur entdecken. Augenscheinlich trug die vorhergehende Asphyxie dazu bei, den Einfluss dieser Hemmungsimpulse zu dämpfen, welche sonst ausschliesslich das Verhalten der Tiere bei normaler O_2-Konzentration zu bestimmen pflegen, wenn man sie ohne

[1] Betr. der Funktion der Flimmerhaare, deren Aufgabe in dem Darm der *Oligochaeten* wenigstens in dessen *distalen* Teilen völlig unbekannt war, sagt z. B. Freudweiler (1905, S. 402): »Durch die Bewimperung des Darmepithels ist ausreichend für die *analwärts* (kursiv von Ref.) gerichtete Beförderung der aufgenommenen Nahrung gesorgt; zugleich werden die Cilien als Schutzapparat der zarten Darmzellen gegen die Sandpartikel des Darminhaltes funktionieren».

Schlamm mikroskopisch untersucht. Offenbar ist die Effektivität in den Hemmungsimpulsen bei der Darmatmung der *Tubificiden* der Grund, dass diese noch nicht entdeckt worden ist, trotzdem diese Tiere ziemlich oft Objekt umfassender Untersuchungen, wenn auch von anderen Gesichtspunkten aus, gewesen sind.

Mir ist es nur selten gelungen, bei Tieren, welche sich in normal O_2-haltigem Wasser aufhielten, die Darmatmung zu konstatieren, dadurch dass ich die Tiere aus ihrem normalen Medium und Orientierung herausnahm und sie mikroskopisch auf einem Uhrglas untersuchte. Aber die genannten Wahrnehmungen sind mir erst gelungen, nachdem ich auf die Sache aufmerksam geworden war durch Untersuchungen an Tieren, welche sich vorher in Asphyxie befunden hatten.

Jedoch war es von grösster prinzipieller Bedeutung, wenigstens qualitativ, konstatieren zu können, wie die Darmatmung unter normalen Verhältnissen funktionert. Man kann sich nämlich entweder die Sache so denken, dass dieser Darmatmungsapparat eine accessorische Bedeutung hat, indem er nur unter besonderen Verhältnissen in Funktion tritt, z. B. bei Adaptionen an normale Bedingungen nach vorhergehender Asphyxie — unter diesen Bedingungen konstatierte ich nämlich ihr Vorhandensein — oder man kann annehmen, dass die Darmatmung immer in Funktion ist; aber gerade das ist sehr schwer festzustellen. Für die letztere Deutung sprach, dass es schon makroskopisch möglich war zu konstatieren, wie die Spitze des Hinterkörpers bei normaler Orientierung des Tieres ein querabgeschnittenes Aussehen hatte. Sonst, wenn der Darm geschlossen ist, nimmt die Spitze des Hinterkörpers, wenigstens bei mikroskopischer Untersuchung, die Form eines zugespitzten Kegels an. Es galt jedoch bessere positive Beweise zu erbringen. So gelang es mir doch, die Darmatmung, selbst auf kleinen, abgeschnittenen Teilen des Tieres, zu konstatieren, wenn ich auch hierbei von Material ausging, welches sich die ganze Zeit über in gutem Wasser aufgehalten hatte. Unter diesen experimentellen Bedingungen ist die Darmatmung besonders leicht festzustellen; denn durch die Resektion des vorderen, stark lokomotorisch beweglichen Teiles des Tieres schien den hemmenden Impulsen zum grossen Teil, wenn auch nicht vollständig, die Möglichkeit genommen, sich geltend zu machen. Besonders deutlich ist die Erscheinung an Teilen zu sehen, welche von Tieren exstirpiert werden, die sich direkt in normaler Orientierung befunden haben.

Ich konstatierte, dass die Öffnungs- und Schliessbewegungen die gleichen sind, auch bei Teilen, welche nicht unmittelbar an die Aftersegmente grenzen, welche reseziert waren. Weiterhin fand ich dass, wenn man in proximaler Richtung noch weitergeht, keine respiratorischen Darmbewegungen mehr zu konstatieren sind.

Jedoch auch gegen diese Methode können gewisse Einwände erhoben werden. Man könnte z. B. der Ansicht sein, dass gerade durch diese Beschädigung die ausserordentlichen Umstände hervorgerufen würden, die Voraussetzung wären für eine eintretende Wirksamkeit des Darmatmungsapparates, welcher in diesem Fall eine accessorische Funktion hätte. Darum war es unbedingt nötig, die Tiere mikroskopisch zu studieren, wenn sie sich in normaler Orientierung befanden. Anfangs

breitete ich den Schlamm, in welchem sich zugleich mehrere Experimentstiere befanden, in gleichmässiger Schicht auf dem Boden einer Petrischale aus und setzte so viel Wasser zu, dass sich über der Schlammoberfläche eine äusserst dünne Wasserlage bildete. Dadurch wurden die Tiere gezwungen, eine ungefähr horizontale Stellung einzunehmen und sie hoben sich mikroskopisch als helle Bänder von dem dunklen Hintergrunde ab. Trotz allem waren jedoch die Konturen äusserst verwischt. Von der Flimmerbewegung konnte ich keine Spur erkennen, und die Darmdilatationen waren schwer zu unterscheiden, weil im Innern des Hinterkörpers auch das Rückengefäss sehr lebhaft in derselben Richtung rythmisch pulsiert, was optisch unmöglich von einer eventuell gleichzeitig vorhandenen Darmatmungsrythmik unterschieden werden konnte. Doch konnte ich auf die Existenz dieser letzteren schliessen auf Grund gewisser eigentümlicher Perturbationen im Fortbewegen der Defaekationspfeiler, welche ich makroskopisch nicht erkennen konnte.

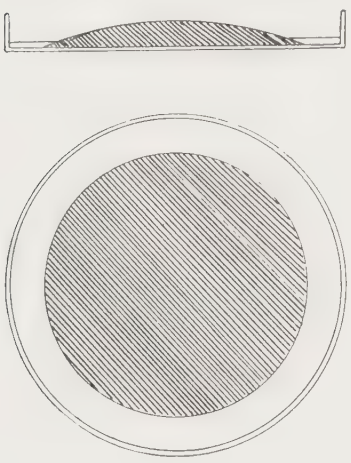

Fig. 24.

Experimentanordnung von der Seite und von oben gesehen.

Da diese Untersuchungsmethode nicht im geringsten stichhaltig ist, musste ich eine andere ausdenken. Ich füllte ein Uhrglas, in welchem sich Tiere befanden, mit Schlamm, so dass das Glas nicht nur vom Schlamm bedeckt war, sondern dieser ein wenig über die Ränder hinausragte. Darauf drückte ich gegen dies gefüllte Uhrglas eine Petrischale mit dem Boden nach unten, so dass aller überflüssige Schlamm herausgepresst wurde. Dann wurde das ganze umgedreht, und alle Schlammpartikel, welche sich ausserhalb der Peripherie des Uhrglases befanden, wurden abgespült. Das Ganze nahm sich aus, wie es nebenstehende Figur illustriert (einmal von der Seite und einmal von oben, Fig. 24). In der Petrischale war nur eine sehr dünne Wasserschicht zu finden, weshalb die Tiere, welche ohne Schwierigkeit ihren Hinterkörper unter dem Rande des Uhrglases hervorsteckten, gezwungen wurden, diesen horizontal zu orientieren. Durch diese höchst einfache Einrichtung gelang es mir, einigermaassen ein Problem zu lösen, das im Anfang unlöslich schien. Und ich glaube, dass ich hierdurch mehrere Erscheinungen werde studieren können, welche vorher so gut wie unmöglich für eine Untersuchung waren. Es gelang mir jetzt, vollends klar zu konstatieren, dass auch bei apnoischen Tieren der Darmatmungsapparat in voller Wirksamkeit ist, sowohl was die Flimmerbewegung, wie was die propulsatorischen Dilatationen des Darmes anbetrifft. Diese letztere Bewegung (betr. folgender Beschreibungen s. Fig. 25) geht, wie gesagt, von einem Punkt nahe der Aftermündung aus, und erstreckt sich sehr weit nach vorn, wenigstens soweit es möglich ist dem Phänomen zu folgen (d. h. zu verfolgen war es bis zur Schlammoberfläche). Weiter konnte ich feststellen, dass bei Tieren, denen man kurz vorher allzu grosse Teile der distalen Region exstirpiert hatte, keine Darmatmung oder Flimmerbewegung existierte. Das hatte ich bereits, bei

den oben dargelegten Exstirpationsexperimenten beobachtet, aber weniger Gewicht darauf gelegt, weil die Technik im allgemeinen bei den dbzgl. Experimenten keine einwandfreien Resultate liefert.

Durch die neue Anordnung wurde es auch möglich den Blutkreislauf zu studieren; doch ist nichts besonderes dabei zu erwähnen, höchstens, dass der bereits besprochene, terminale Sinus unter normalen Verhältnissen kaum zu bemerken ist. Auch existiert eine bestimmte Metachronie zwischen der Rythmik des Darmatmungsapparats und der des Rückengefässes. Jedoch kann der Darmatmungsapparat bei jederlei Hemmungen ausser Funktion sein, währenddessen das Rückengefäss die pulsierenden Bewegungen zeigt.

Ausserdem fand ich es wichtig, zu konstatieren, ob der hier beschriebene Darmatmungsapparat auch bei rythmisch schwingenden Tieren funtioniert. Dies ist äusserst

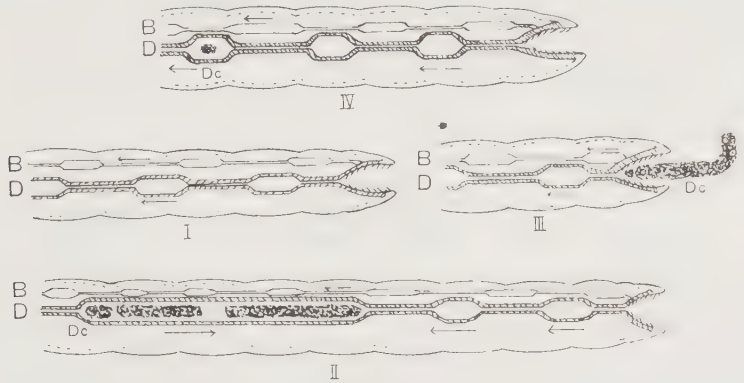

Fig. 25.

Die Darmatmung in verschiedenen Phasen schematisch. I. Normale Darmatmung. II. Defaekationsstadium; die Detritussäule wegen Raummangel zu kurz. III. Die gleich nach Defaekation beginnende Darmatmung. IV. Die Flimmerhaare haben ein kleines Detritusfragment ergriffen und transportieren es zurück.

B = Rückengefäss; D = Darm; Dc = Defaekationssäule; die Pfeile bezeichnen die Richtung der Pulsationen.

schwierig, auch wenn die Bewegung, wie es hier der Fall war, auf eine horizontale Ebene eingeengt ist. Dabei musste ich meine Beobachtungen auf den basalen Teil des Tieres, der an der Schlammoberfläche fixiert ist, einstellen. Die Feststellung, dass dieser Apparat auch unter den betreffenden Umständen funktioniert, gelang mir einerseits direkt, sowie auch indirekt, durch die schon erwähnten Perturbationen in der Exkrementabsetzung, die, wie es sich zeigte, und ich gleich beschreiben werde, in Zusammenhang mit der propulsatorischen Rythmik stehen.

Es ist damit klar, dass der Darmatmungsapparat während des ganzen rythmischen Stadiums der O_2-Kurve funktioniert, also auch ganz sicher in den dyspnoischen Zuständen, welche sich ja nur graduell von dem eupnoischen Zustand unterscheiden. In diesem Zusammenhang haben wir uns zu erinnern, wie der Detritustransport

beim Eintritt des typisch dyspnoischen Stadiums aufhört. Ich bin geneigt zu glauben, dass dieses Sistieren wahrscheinlich eine Darmatmungsdyspnoë ist, die sich darin manifestiert, dass grössere Regionen des Darmlumens, die normalerweise der Nutrition dienen, nun in das respiratorische Gebiet einbezogen werden. Dagegen ist es unmöglich, im Voraus ein Urteil über das aspyktische Stadium in dieser Hinsicht zu fällen.

Es bestand jedoch immer noch ein grosses Rätsel: wohin ging das aufgenommene Wasser? Durch den Oesophagus konnte es nicht gehen; denn unter normalen Bedingungen versperren proximal im Darm fast immer grosse Mengen Detritus den Weg. Ausserdem befindet sich zuvorderst im Darmkanal der *Tubificiden* ein äusserst reich und kräftig entwickelten Flimmersystem, dessen Haare sich, wie ich direkt konstatieren konnte, in distaler Richtung bewegen. Über diese Frage erhielt ich Aufschluss bei einem Studium der Detritusabsetzung unter den genannten experimentellen Bedingungen. Ich habe schon einmal berichtet, wie die Detritussäule bei der Defaekation mit grosser Geschwindigkeit nach hinten geht. Ich hatte mich schon vorher bei mikroskopischer Untersuchung darüber gewundert, dass es nicht möglich war, nach hinten verlaufende, rythmische Wellen zu konstatieren bei diesem Prozess, der in sehr hohem Grade mit der Wirksamkeit des respiratorischen Apparates interferieren muss. In der Tat oscilliert der distale Teil der Defaekationssäule hin und her im Takt mit den respiratorischen, propulsatorischen Wellen, die jedoch sich nicht über den mit Detritus gefüllten Teil des Darmes erstrecken. Doch wandert er ohne Unterbrechen in distaler Richtung, auf Grund einer Pressung von konstantem, nicht rythmischem Charakter. Sieht man genauer zu, so wird man finden, dass die Defaekationssäule nach hinten gleitet, während der Darm, sogar bis zu einem gewissen Grade rundherum, dilatiert ist und nur proximal, gleich in der Nähe der Säule, eine distalwärts schreitende Verengung zeigt (s. Fig. 25, II). Diese Verengung hat offenbar zur Aufgabe, die ganze Säule hervorzupressen, und wenn diese hier und da auch durch grössere Lücken unterbrochen ist, so sind doch an diesen Stellen keine Verengungen zu finden, sondern auch hier ist der Darm dilatiert. Die Lösung dieses Rätsels liegt ganz einfach darin, dass das Tier, das durch die Respiration eingepumpte Wasser zugleich mit dem Defaekationsmaterial hinauspresst. Darum ist die ganze Defaekationssäule von einer Wasserschicht umgeben.

Der Impuls zu dieser Pressung lässt jedoch in der Regel nach, kurz bevor alles Detritusmaterial hinaustransportiert ist; ich sah, wie der letzte Rest der Detritussäule von der nun nach der vollständigen Hemmung äusserst heftig einsetzenden propulsatorischen Rythmik oft ergriffen und mit grösster Geschwindigkeit nach vorn transportiert wurde (s. Fig. 25, III u. IV). Man könnte vielleicht durch die letzteren Tatsachen geneigt sein anzunehmen, dass der von mir beschriebene Darmatmungsapparat in der Tat keine respiratorische Bedeutung habe, sondern nur dazu bestimmt sei, Wasser für den Detritustransport einzupumpen. Einerseits habe ich aber die Darmatmung bei Tieren beobachtet, die nach einer vorhergehenden Asphyxie noch

keine Nahrung aufgenommen hatten, und ebenso bei einzelnen Hinterkörperfragmenten, ohne Detritusinhalt; andrerseits ist ihr Aussehen derartig, dass man sich in ihrer Funktion nicht irren kann.

Wie das Wasser bei Tieren, die keinen Detritus enthalten, z. B. bei Dyspnoë, heraustransportiert wird, habe ich nicht studiert. Ich bin geneigt zu glauben, dass die scharfen distalwärts verlaufenden Ösen und Biegungen, die die dyspnoischen Tiere oft zeigen zur Aufgabe haben, das bei der Respiration aufgenommene Wasser hinauszupressen; dies scheint mir besonders plausibel, weil diese Bewegungen jenen gleichen, die das Tier bei der Defaekation ausführt.

In bezug auf den eben beschriebenen Darmatmungsapparat gibt es keine Unterschiede zwischen *Tubifex* und *Limnodrilus*. Es gelang mir ausserdem auch bei *Lumbriculus* einen Darmatmungsapparat von demselben Typus zu konstatieren; zudem war er für Untersuchungen in mehreren Hinsichten leichter zugänglich, weil *Lumbriculus* keine oscillierende Rythmik zeigt. Jedoch existiert ein Unterschied darin, dass die Darmdilatationen sehr leicht, auch bei geringfügigen Beunruhigungen, ganz verschwinden. Bei Defaekation, wobei die Säule kürzer als bei den *Tubificiden* ist, sind die respiratorischen Wellen, wenn auch vorhanden, so doch kleiner als gewöhnlich, und bei den Kontraktionswellen wird das Darmlumen nicht vollständig verengt. Dabei erstrecken sich die Respirationswellen auch über die Defaekationssäule und über die Transportwelle derselben, wobei ziemlich verwickelte Bewegungen vorkommen. Auch ist keine Metachronie zwischen der pulsierenden Rythmik des Darmes und der des Rückengefässes vorhanden, sondern diese beiden Erscheinungen sind ganz unabhängig von einander. Sonderbar sind die Pulsationen des letzteren. In der Hinterkörperspitze, besonders wenn diese von einem Regenerat repräsentiert wird, sieht man, dass die Frequenz mehrfach höher ist als ein Stück davon entfernt in proximaler Richtung. Oft hören die vorwärts schreitenden Kontraktionen plötzlich auf, weswegen die Rythmik an der Grenze zwischen dem Regenerat und dem übrigen Teil des Tieres nicht ganz regelmässig wird. Das Aufhören der Kontraktionen geschieht jedoch nicht an demselben Punkt sondern einige hören mehr distalwärts, andere weiter vorne auf.

Darmatmung ist auch typisch für *Nais elinguis*, die zudem leichter zu beobachten ist; denn da *Nais* normalerweise frei in Wasser lebt, bleiben die Darmatmungsbewegungen auch bei einfacherer Technik nicht aus unter mikroskopischen Bedingungen. Die respiratorischen Darmwellen erstrecken sich über das ganz Verdauungsrohr, einbegriffen der Teil, den Vejdowsky (1884, Taf. II) »magenartige Erweiterung des Oesophagus» nennt, proximal jedoch bleibt letzterer dabei geschlossen. Ich will hinzufügen, dass der Darmatmungsapparat der *Tubificiden* gerade dem der *Naiden* vollkommen gleicht, und ich bin der Ansicht, dass ein genaueres Studium dieser letzteren sehr aufklärend betreffs der ersteren sein würde. Eine eigentümliche Modifikation dieser Darmatmung gibt es bei *Dero*, einer Gattung der *Naiden*. Die zugehörigen, röhrenbauenden Arten, von denen ich eine in der Gegend von Lund gefunden habe, stülpen aus dem Innern des Darmes ein Anhängsel heraus, welches

nach Štolc (berichtet von Babák 1912, S. 298) respiratorische Bedeutung hat. Sehr interessant sind in dieser Hinsicht auch die Angaben von Michaelsen (1915) betreffs der von den *Tubificiden* ganz verschiedenen Gattung *Alma*. Die hierhergehörigen Tiere, im allgemeinen von grossem Kaliber, sind zweifellos auf dieselbe Art orientiert wie die *Tubificiden* (Michaelsen l. c., S. 288 betreffs *A. eubranchiata*; Vejdovský 1884, S. 63 betreffs *A. nilotica*). Diese morphologischen Eigentümlichkeiten (Michaelsen l. c., S. 293 betreffs *A. Schultzei*), die nicht anders zu deuten sind, als dass sie einer Darmatmung dienen, würden wohl dieselbe Anpassung zeigen, wie die *Tubificiden* (diese Abh. S. 129). Über eine Darmatmung bei den übrigen *Oligochæten* ist uns nichts bekannt. Es ist jedoch möglich, dass es eine solche bei den meisten aquatilen *Anneliden* gibt. Winterstein (1912, S. 69) nimmt sogar an, dass »möglicherweise auch bei den landbewohnenden *Anneliden* die Darmatmung eine Rolle spielt».

Auch bei den *Polychæten* ist mehrmals bei anatomischen Untersuchungen Darmatmung konstatiert worden. Besonders interessant in dieser Beziehung müssen die von Eisig (1887) anatomisch sehr genau untersuchten *Capitelliden* sein. Bei diesen ist es, wie bei den Seeigeln, ein eigens ausdifferenzierter Teil des Darmes, welcher als respiratorisches Organ fungiert. Besonders ausgeprägt ist dieser Darmatmungsapparat bei *Capitella*, welche im Gegensatz zu den übrigen Mitgliedern dieser Familie keine Kiemen hat.

Auch bei den *Chironomiden*-Larven ist J. Schneider (1904) geneigt, eine Darmatmung anzunehmen; er glaubt, dass die im Rectum dieser Tiere zeitweise auftretenden starken Kontraktionen bei ihrer Atmung wirksam seien, indem durch sie das durch den Mund aufgenommene Wasser durch die Aftermündung hinausbefördert wird. Ich halte dies für ausgeschlossen; denn wie wäre es unter solchen Umständen möglich, dass bei einer Karminfütterung die Darmflüssigkeit der Tiere so stark rotgefärbt werden könnte von dem Karmin, das von mehreren hierhergehörigen Arten (mit Ausnahme von *Tanypus*) verschluckt und, wie es auch bei *Capitella* der Fall ist (Eisig, 1879), eigentümlicherweise sofort gelöst wird. Ich hatte auch Gelegenheit, bei derartig gefütterten Tieren und auch bei *Tanypus*, der, nach Schneider, als Beobachtungstier in dieser Hinsicht besonders geeignet war, die erwähnten Kontraktionen zu beobachten; sie treiben den Darminhalt hin und her, ohne dass etwas davon hinaustransportiert wird, was ja betreffs *Chironomus* unter diesen experimentellen Bedingungen sehr leicht zu kontrollieren war. Auch Tiere in Dyspnoë, ausgeprägt dadurch, dass die Tiere teilweise oder ganz den Schlamm verlassen, um die Wasseroberfläche aufzusuchen, und in Asphyxie, wobei sie erlähmt am Boden des Gefässes liegen bleiben, habe ich beobachtet, ohne von einer derartigen respiratorischen Rythmik etwas gesehen zu haben. Dagegen ist es möglich, dass der Vorderteil des Darmes diese Aufgabe hat; denn unter gewissen experimentellen Bedingungen, z. B. Vergiftungen und Asphyxie, habe ich konstatiert, dass ihre Mundteile sich rythmisch bewegen. Die Funktion der einzelnen Mundteile der *Chironomiden*-Larven ist gänzlich unbekannt, weswegen in einer solchen Lösung der Frage nichts unerwartetes stecken könnte.

Auch bei den *Chironomiden*-Larven sistiert bei O_2-Mangel die Nahrungsaufnahme, aber mit dem Unterschied, dass der Darm nicht wie bei den *Tubificiden* und *Lumbriculus* entleert wird. Diese Tatsache, dass in dem Darm das vorher aufgenommene Material, auch bei dem an O_2-Mangel sterbenden Tier, liegen bleibt, stimmt damit überein, dass der Darm der *Chironomiden*-Larven keine respiratorische Funktion hat. Bei den *Tubificiden* und *Lumbriculus* dagegen, wo dies der Fall ist, wird ja bei dem überhandnehmenden O_2-Mangel der Darm ganz entleert.

Darmatmung oder Hautatmung? Möglicherweise beide?

Eine Frage, die jetzt notwendig gelöst werden muss, ist die Rolle der Darmatmung und ihr Verhältnis zu einer supponierten Hautatmung. Sie ist schwer zu beantworten, weil es sich hier um Dinge handelt, die infolge der geringen Grösse und hypersensiblen Natur der *Tubificiden* für direkte Experimente beinahe unzugänglich sind. Da müssen wir zu Hilfe nehmen, was die Anatomie dieser Tiere hierüber lehrt. Indessen beabsichtige ich in diesem Kapitel nicht die aufgestellte Frage vollständig zu beantworten, sondern ich will nur die Tatsachen näher präzisieren, auf die wir Beziehung nehmen müssen. Die Antwort auf die Frage wird erst weiterhin gegeben.

Rein äusserlich gesehen, würde man ohne weiteres glauben, dass die Bedeutung der Darmatmung unter allen Umständen äussert gering sei. Die Tiere verändern ihre Länge und weisen rythmische Bewegungen auf, und zwar so, dass wir ohne weiteres annehmen könnten, dieser ganze rythmische Apparat habe beinahe allein den Bedarf der Hautatmung zu decken, besonders da wir wissen, dass gerade durch diese Rythmik Wasser von höher gelegenen, O_2-reicheren Schichten nach unten gepumpt wird.

Wenn auch die beschriebenen Längenveränderungen und die Funktion der schlängelnden Bewegungen nicht vorher untersucht waren, so hat man jedenfalls den letzteren bei diesen und ähnlichen Arten nur den Dienst der Hautatmung zugeschrieben (cfr. z. B. Eisig 1887, S. 583). Vejdovský beschreibt ein capilläres Blutgefässsystem im Hautmuskelsack von *Limnodrilus Hoffmeisteri* (1884, S. 117): »Es ist kaum nothwendig besonders zu betonen, dass dem integumentalen Gefässnetze nur die respiratorische Function zugetheilt wird; die Wasser- und Schlammbewohnenden *Oligochaeten;* zu welchen vornehmlich die *Naidomorphen, Tubificiden* und *Criodrilus* angehören, sind mit dem vorderen Körperende im Schlamme vergraben und bewegen nur die hinteren Körpersegmente frei im Wasser, um zu athmen». In derselben Weise äussert auch Beddard (1895, S. 74): »The integumental blood plexus shows a gradual increase in complexity as we pass from the higher to the lower forms. It is, as already stated, entirely absent in the *Euchytraeidae* and the *Aphaneura*. The first *traces* (kurs. v. Ref.) are to be found in *Limnodrilus*, where the lateral commissural vessels give of (in *Limnodrilus Hoffmeisteri* at any rate) a bunch of small

vessels which seem to end caecally in the skin». Über die selbe Sache sagt derselbe Verfasser auch später (l. c., S. 75, 76), dass »*Limnodrilus* is furnished with apparently caecal vessels, which terminate between the epidermic cells [1] — — The efficiency of the skin as a branchial organ must be largely increased by the penetration of the capillaries into the outermost layers». Es fehlt indessen dieses integumentale und intraepitheliale Blutgefässnetz bei *Tubifex* gänzlich, und ist auch bei *Limnodrilus* trotz allem nicht besonders entwickelt; denn Beddard selbst benennt das Vorkommen bei dieser letzteren Art nach dem, was vorhin zitiert wurde und weiterhin aus einer tabellarischen Zusammenstellung zu ersehen ist (l. c., S. 230) mit »traces». Bei den *Tubificiden* ist überhaupt, wenn man von einigen, auch in andrer Beziehung aberranten Typen absieht, das negative in dieser Hinsicht sehr bemerkenswert, wie Beddard auch in einer früheren Abhandlung (Beddard 1892, S. 334) nachdrücklich betont: »The aquatic *Oligochaeta* are, as a rule, not provided with an integumental blood-plexus». Als Ursache für diese Eigentümlichkeit nimmt er ihre kleine Grösse an (1895, S. 82). Nachdem Babák (1912, S. 298) die aberranten *Tubificiden*-Typen mit reich ausgebildetem, integumentalem Blutgefässplexus beschrieben hat, macht dieser einen Trugschluss, indem er als Erklärung sich auf unaufgeklärte Dinge beruft: »Nahe verwandte Arten, bei denen kein Bedürfnis solcher intensiven Hautatmung besteht, entbehren des reich entwickelten Blutgefässsystems in der Haut» [2].

Damit sind wir aus anatomischen Gründen zu einer fast negativen Schlussfolgerung betreffs einer Hautatmung bei den *Tubificiden* gekommen. Aber auch experimentelle Tatsachen sprechen gegen die Annahme einer effektiven Hautatmung als Lebensbedingung für diese Tiere, so z. B., dass die Tiere bei sehr hoher O_2-Konzentration den Hinterkörper nur zu einer minimalen Höhe von ungefähr 0,5 mm. aus dem Schlamm herausstecken. Wir haben, wie bereits gesagt, Grund anzunehmen, dass der O_2 des Wassers die Schlammoberfläche nicht tiefer zu durchdringen vermag, als höchstens bis auf ein oder zwei mm., also bis durch die Schicht, wo wir die *Beggiatoen* finden, welche die Grenze zwischen der aëroben und anaëroben Schicht angeben. Anzunehmen, dass eine hautatmende Zone von bloss 0,5 mm. für den respiratorischen Bedarf der Tiere ausreichen sollte, ist einfach absurd, da wir ausserdem wissen, dass in dem 0,5 mm. dicken Wasserlager die untere Schicht, unmittelbar über der Schlammoberfläche, an hochgradig ausgeprägter O_2-Armut leiden muss. Unter solchen Umständen wäre es sicher für das Tier notwendig gewesen, die Hinterkörperspitze mit branchialen Bildungen bedeckt zu haben, wie es tatsächlich bei einigen aberranten *Tubificiden* (*Branchiura*, *Hesperodrilus*) der Fall ist. Damit ist es betr. der Darmatmung der untersuchten *Tubificiden* festgestellt, dass diese wenigstens unter diesen apnoischen Bedingungen allein den respiratorischen

[1] Was ich auch auf Schnittpräparaten Gelegenheit hatte zu konstatieren.

[2] Interessant ist der Ausspruch von Nomura (1913, S. 25) betr. *Limnodrilus gotoi*, dass gerade in den »posteriormost segments of the body» die in diesem Falle ausgebildeten, integumentalen Blutgefässe *nicht* vorhanden sind.

Bedarf deckt. Ferner haben wir es mit einem Widerspruch zu tun, wenn wir den Röhrenbau der Tiere betrachten. Dieser müsste ziemlich nachteilig in bezug auf eine existierende Hautatmung sein. Alle diese Tatsachen deuten dahin, dass die respiratorische Mechanik, wenigstens die Regelung derselben, so weit als möglich an das Hinterende des Tieres zu verlegen ist. Dies geht übrigens schon daraus hervor dass die *Tubificiden* nicht, wie viele *Polychaeten,* in weiten Röhrenbauten leben, die ein Durchströmen von niedergepumptem Wasser ermöglichen, sondern in sehr engen Gängen, die nur lokomotorisch peristaltische Bewegungen der Tiere zulassen. Darum müssen wir sehr vorsichtig sein, wenn es sich darum handelt, die Bedeutung der Hautatmung zu bewerten.

Es ist natürlich, dass in demselben Maasse, wie wir finden, dass die Hautatmung der Bedeutung für die Tiere entbehrt, wir auch die Darmatmung höher werten müssen. Und hier sind keine anatomischen Gründe im Wege, sondern im Gegenteil sprechen diese für eine hohe Bedeutung der Darmatmungsfunktion. Bei

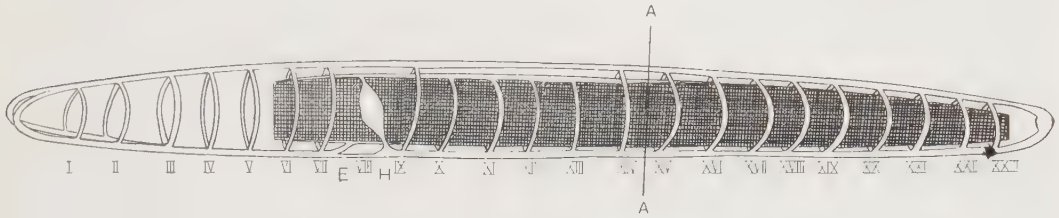

Fig. 26.

Das Blutgefässsystem von *Tubifex rivulorum*, nach Figuren und Angaben von F. Meyer (1917) schematisch. E. = Verengung des Bauchgefässes; H = Einmündungen der Herzgefässe in das Bauchgefäss; betr. Bezeichnung A—A s. Text. Darmblutsinus dunkel gezeichnet. Die römischen Zahlen bezeichnen die Segmente.

allen *Oligochaeten* ist *der Darm von einem Blutgefässplexus oder einem Blutsinus umgeben*, welcher bei den niederen Typen als eine Spalte direkt unter dem Darmepithel (Sterling 1909, S. 317) liegt, der bei *Tubifex* Protuberanzen im Sinus bildet und diesem ein gekammertes Aussehen gibt (Meyer 1917, S. 212.) Proximal dürfte dessen Bedeutung in einem Erleichtern des Transportes der vom Darmepithel resorbierten Nahrungsstoffen bestehen; distal jedoch muss seine Bedeutung eine andere sein. Hier gleitet die Detritussäule mit solcher Schnelligkeit fort, so dass an eine Resorption von digeriertem Material gar nicht zu denken ist. Dagegen haben wir gefunden, dass wir in diese Zone die Darmatmung zu verlegen haben. Offenbar muss der Darm dadurch, dass sein inneren epithelialer Belag reichlich mit Blut überspült wird für diese Aufgabe besonders geeignet sein.

Dazu kommt der Umstand, dass die Anordnung des Blutkreislaufs so ist, dass die Blutmenge zum grossen Teil den Darmsinus vollständig passieren muss. Um den allgemeinen Bau des Blutgefässsystems zu illustrieren, habe ich obenstehende Figur angeführt (Fig. 26) die mit Hilfe der Angaben gezeichnet ist, welche Meyer über *Tubifex* macht. Das Bild ist schematisch, der hintere Teil ist stark verkürzt, da die Segmentanzahl hier bedeutend grösser ist.

Was den Verlauf des Blutes in den einzelnen Teilen betrifft, so ist darüber nicht viel bekannt. In den pulsierenden Gefässen ist es jedoch nicht schwer, die Richtung des Blutstromes festzustellen. Es ist also klar, dass das Blut in dem Rückengefäss gemäss der Richtung der Pulsationen nach vorn geht, ausgehend vom Ende des Hinterkörpers, wo, wie ich gefunden habe, der eingezeichnete Sinus gleichfalls unter besonderen Verhältnissen pulsierend ist. Nach dem, was Meyer angibt, und was ich für sicher halte, steht dieser Sinus in direkter Verbindung mit dem Bauchgefäss, wie ich bei Tieren in Asphyxie beobachten konnte; dagegen aber in keinem Zusammenhang mit dem Darmsinus. Sicher ist in jedem Fall, dass das Blut in dem Bauchgefäss in distaler Richtung geht. Schwerer ist es zu bestimmen, in welcher Richtung das Blut in den Verbindungsgefässen zwischen dem Rückengefäss und Bauchgefäss distal im Körper fliesst. Diese Gefässe, von denen es nur ein Paar in jedem Segment gibt, sind von ziemlich geringer Grösse und nicht pulsierend, was übrigens das Bauchgefäss auch nicht ist. Ich habe versucht, den wirklichen Sachverhalt zu erforschen durch Resektionen, indem ich das Tier in verschiedene Regionen zerschnitt. Dabei kommt keine Blutung zustande, weil sich die Gefässe an der Wundfläche stark zusammenziehen, und keine Spur von Blut durchdringen lassen. Legte ich einen Schnitt durch Tier bei A—A (s. obenstehende, Fig. 26), so konnte ich am Hinterteil des Tieres sehen, wie der proximale Teil des Rückengefässes stark durch Blut dilatiert wurde, während dasselbe Gefäss distal wenig Blut enthielt. Das gab sich auch rein makroskopisch dadurch zu erkennen, dass die Hinterkörperspitze des Tieres, die vorher gleichmässig rot gewesen war, nun nach der Resektion bleichte, während er proximal dagegen stark rot wurde. Ich nehme an, dass dieser Umstand seine Ursache darin hat, dass die vorhin erwähnten Anastomosen, das Blut unter normalen Verhältnissen von dem Bauchgefäss aufwärts zu dem Rückengefäss leiten und nicht umgekehrt. Doch scheinen sie unter den genannten experimentellen Bedingungen das Blut auch in entgegengesetzter Richtung leiten zu können, wenn auch nur mit Schwierigkeit und unter starkem Druck; denn besonders an ihrer Mündung in das Rückengefäss waren sie in hohem Grade von Blutflüssigkeit ausgeweitet. Eine ähnliche Anastomose gibt es im IX. Segment, und, in Analogie mit den andern Anastomosen, wird wahrscheinlich hier auch das Blut in derselben Richtung geleitet. Ich habe die Sache experimentell nicht entscheiden können, aber jedenfalls sind diese Gefässe von keinem grösseren Kaliber. Nach allem zu urteilen, muss also alles Blut, welches die distalen Teile des Bauchgefässes und darauf des Rückengefässes durchfliesst, auch die proximalen Teile des Tieres durchfliessen, wohin es direkt durch das genannte pulsierende Rückengefäss gelangt, welches sich, ohne Unterbrechung, bis zum vordersten Ende des Tieres erstreckt. Ganz vorn jedoch gibt das Gefäss ein Verzweigungspaar nach dem anderen ab und verschwindet schliesslich ganz, indem es sich in solch ein letztes Paar in dem vorderen Ende des Körpers auflöst. Es ist selbstverständlich, dass in diesen Verzweigungen, welche Anlass zu dem proximalen Teil des Bauchgefässes geben, das Blut von der Rückenseite aus zugeführt werden muss, um in

dem erwähnten Teile des Bauchgefässes rückwärts zu fliessen. In diesem befindet sich zwischen dem VIII. und IX. Segment eine starke Verengung, und die allergrösste Blutmenge nimmt ihren Weg aufwärts durch ein Gefäss, welches einmündet in das subintestinale Gefäss, das nach Meyer's Ansicht eigentlich nur als ein ausgedehnter Teil des Darmsinus anzusehen ist. Damit ist es klar, dass die allergrösste Blutmenge diesen passieren muss, wonach sie in dem supraintestinalen Blutgefäss aufgesammelt wird, welches ebenfalls als ein erweiterter Teil des Darmsinus aufzufassen ist. Von diesem supraintestinalen Gefäss aus, fliesst dann das Blut wieder zurück, hinunter in den distalen Teil des Bauchgefässes u. a. seinen Weg nehmend durch ein Paar stark pulsierende Gefässe oder »Herzen», welche in dem VIII. und IX. Segment liegen. Ich habe feststellen können, dass die Pulsationen der Herzen von dem supraintestinalen Gefäss in der Richtung zu dem Bauchgefäss gehen, weshalb in diesem Teil des Blutgefässsystems über die Strömungsrichtung kein Zweifel bestehen kann. Im übrigen habe ich konstatiert, dass diese beiden Gefässe die Eigentümlichkeit haben, metachronisch zu schlagen, was offenbar mit beiträgt zu dem gleichmässigen Lauf des Blutes in dem nicht pulsierenden Bauchgefäss. Hinter diesen Gefässen liegen ausserdem eine Anzahl Gefässe, die von dem supraintestinalen Gefäss zu dem Bauchgefässes gehen. Diese sind bei *Tubifex* nicht pulsierend, führen aber zweifelsohne das Blut auch in ventraler Richtung, besonders da sie homolog sind den davorliegenden Herzgefässen, was daraus hervorgeht, dass bei *Limnodrilus* ausser diesem noch ein Paar hintere, pulsierende Gefässe vorhanden sind und bei anderen *Tubificiden*-Gattungen noch mehrere Paare. Jedenfalls ist zwischen den proximalen und distalen Teilen des Bauchgefässes das intestinale Blutgefässsystem eingefügt, welches so gut wie von der ganzen Blutmasse durchlaufen wird, die von den proximalen Teilen des Tieres kommt, mit Ausnahme der geringen Menge, welche ihren Weg direkt durch die schmale Verengung nehmen kann.

Das Zirkulationssystem des Darmes fungiert demnach wie das Blutgefässsystem einer Kieme oder Lunge, wenn auch dazu in diesem Fall natürlich noch der Transport der resorbierten Nahrungsstoffe kommt. Deshalb steht nichts im Wege anzunehmen, dass die Darmatmung einen wesentlichen Teil des respiratorischen Bedarfs, oder diesen sogar ganz und gar befriedigt. Das gesagte gilt für *Tubifex*, welcher am leichtesten zu studieren ist. *Limnodrilus* und *Lumbriculus* sind in dieser Beziehung weniger zugänglich, nicht zum wenigsten auf Grund einer starken Ausbildung von den mit Chloragogen gefüllten Zellen. Dass jedoch auch die anderen *Tubificiden* ein im Prinzip gleichartiges Blutgefässsystem haben, geht klar hervor aus den Untersuchungen von Beddard (1895; s. besonders die nach Štolc[1] kopierten Figuren S. 68 u. 72) und Fuchs (1904).

Dass die Hautatmung für den Bedarf des Tieres bei *Tubifex* nicht ausreicht,

[1] Štolc, A., Monografie Ceskych Tubificidů. Morfologicka a systematicka studie. Abh. Böhm. Ges., (2) VII. Leider in Tschechisch geschrieben, und ohne Resumé in einer mehr bekannten Sprache.

kann man schon daraus entnehmen, dass die *Naiden*, welche von bedeutend kleinerem Kaliber sind, mit viel dünnerer Körperwand, und ausserdem, ganz im Gegensatz zu den *Tubificiden*, vollständig frei leben, trotzdem im Besitz einer Darmatmungseinrichtung sind. Also auch das spricht dafür, dass wir dem Darmatmungsapparat der *Tubificiden* eine grosse Bedeutung beilegen müssen.

Gegen diese letztere Bewertung kann jedoch der Einwand erhoben oder, richtiger gesagt, die Frage gestellt werden: *Was bedeuten dann die respiratorischen Kurven, die wir vorher studiert haben?* Ist es möglich, diese zu erklären und gleichzeitig zu behaupten, dass die Darmatmung soz. allein den respiratorischen Bedarf deckt? Dem gegenüber könnte man sagen: man kann sich doch auch die Möglichkeit denken, dass die Darmatmung, die bei Apnoë noch hinreichend ist, bei eintretendem O_2-Mangel von einer an Wert mehr und mehr zunehmenden Hautatmung unterstützt werden muss. Hiermit kommen wir zu der Frage nach der Bedeutung der Längenveränderungen und des rythmischen Effektes in ökologischer Beziehung.

Die folgenden Kapitel werden diese Fragen ausführlicher behandeln und schliesslich eine Antwort darauf geben, während das nun abgeschlossene Kapitel nur dazu dient, die Probleme und Tatsachen, die wir dabei berücksichtigen müssen, vorläufig klarzulegen.

"Das Schlammhöhenexperiment".

Ich habe bereits von der Konsequenz gesprochen, die die Fähigkeit des Sapropels, vorhandenen O_2 zu zehren, in bezug auf die Methodik bei der Untersuchung mit sich führt: die Kulturen müssen bis zum Rande mit Schlamm gefüllt werden, weil sich sonst eine Schwierigkeit für die richtige Beurteilung der Ergebnisse der Experimente einstellt. Nicht hoch genug gefüllte Kulturen bedeuten nämlich eine Verschlechterung der respiratorischen Bedingungen, auf welche die Tiere natürlich mit mehr oder weniger ausgeprägter Atemnot reagieren.

Ehe ich weiter gehe, will ich erst einige Zahlen anführen, die vorläufig erklären können, worum es sich handelt. Die Rythmik ist hierbei am wenigsten instruktiv, und zwar deshalb, weil die Frequenz bei den beiden Arten, wenn auch nicht in demselben Maasse bei den verschiedenen Individuen innerhalb derselben Art, ziemlich ungleich ist. Dagegen demonstrieren die Unterschiede in der Hinterkörperlänge der Tiere die Verhältnisse deutlicher.

Die Zahlen, welche tabellarisch angeführt sind, stammen von einer Beobachtung vom 4. Juni 1919 um 1^{8h} nachm. und sind deshalb besonders bemerkenswert, weil ich gerade durch sie auf die oben besprochene Tatsache aufmerksam wurde. Die Temperatur betrug $+ 16{,}4°$ C. Das Experiment war nach der Methode »Altwerden des Wassers» angeordnet, wobei 3 Kuvetten A, B und C benutzt wurden. Aus diesem Grunde kann ich über die O_2-Konzentration nichts aussagen, die jedoch bei diesen Beobachtungen etwas höher in C zu sein schien, als in den andern Kuvetten.

	Indiv. und Art	Höhe d. Röhrenmündung in mm.	Hinterkörperlänge in mm.	Frequenz in Anzahl Beweg. pr 30''
Kuv. A.				
	Nr 1 *Limn.*	22	23	43,8
	Nr 2 *Tub.*	20	21,5	100
	Nr 3 *Tub.*	17,5	18	75
	Nr 4 *Limn.*	20	17,5	60
Kuv. B				
	Nr 1 *Tub.*	20	17,5	75,9
	Nr 2 *Limn.*	7,5	5,5	46,2
	Nr 3 *Tub.*	17	15	91
	Nr 4 *Limn.*	21	17	51,3
Kuv. C				
	Nr 1 *Limn.*	5,5	8,5	20
	Nr 2 *Tub.*	17,5	13,5	89,6
	Nr 3 *Limn.*	20	13,5	61,9
	Nr 4 *Limn.*	22,5	14,5	60,5

Nun sind bei diesen Observationen die »niedriggefüllten» Kulturen in der Mehrzahl vorhanden, das hindert aber nicht, dass man bestimmte Relationen einigermaassen deutlich in grossen Zügen sehen kann. Hieraus geht auch ziemlich deutlich hervor, dass die Länge des Hinterkörpers und die Höhe der Röhrenmündung eine bestimmte Parallelität zeigen. In einigen hier nicht beschriebenen Fällen konnten bei Tieren, die ein und demselben Experiment unterlagen, so grosse Differenzen auftreten, dass sich die Tiere sogar in maximaler Dyspnoë befanden, wenn die entsprechenden Kulturen niedrig gefüllt waren, während die Tiere in den bis zum Rande gefüllten Kulturen Apnoë zeigten. Man könnte vielleicht einwenden, dass das Tier in den niedrig gefüllten Kulturen zu wenig Platz im Schlamm hatte und deshalb nicht in demselben Grade hineinkriechen konnte, wie bei den bis zum Rande gefüllten Kulturen. Wenn man jedoch diese Tiere beobachtet, so wird man die Grundlosigkeit einer solchen Kritik einsehen. Es war einfach erstaunlich, zu sehen, wie die Tiere in dieser Beziehung einen kleinen Raum ganz ausnützen können, indem sie in einem kleinen Schlammklumpen ganz verschwinden, und bei günstigen respiratorischen Bedingungen nur die Spitze des Hinterkörpers herausstecken. Andererseits reagieren sie, auch wenn der Raum im Schlamm noch so gross war, genau wie vorher beschrieben, wenn die O_2-Zufuhr eingeschränkt wurde.

Ferner geht das Unhaltbare einer solchen Kritik noch besser aus den Experimenten hervor, die ich jetzt berichten werde, und welche von grossem theoretischen Wert sind für die volle Beleuchtung einiger Darlegungen, die ich weiter unten anführen werde. Theoretisch wäre es zwar möglich gewesen, alle Gradationen zu erhalten, von den typischen O_2-Kurven, die ich bisher beschrieben habe, bis zu dem Fall, wo die Tiere von Anfang an Asphyxie zeigten. Nun habe ich aber in

TABELLE X.

Dat.		18/10 1919						19/10				20/10				21/10			
Ewz.		0[30]	1[35]	4[5]	4[55]	7[15]	10[5]	12[50]	24	27[30]	32[30]	34[45]	48[30]	51[55]	55[45]	59[30]	70[30]	76[30]	80[5]	84
Temp.		15,3	15	15,2	15,4	16	15,2	15	15	14,4	15	15,7	15,5	15	15,7	14,7	14,5	14,7	15	14,5
L. Nr 1 (b Rg)	l.	3,5	5,5	5	5	4	5	5	6	4	3	3	4	—	5	4	5	5,5	5	4,5
	f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30,2	—	21,3	23,9	22,7	22,3	21,1	17,7
L. Nr 2 (10 mm. Rm.)	l.	8	10,5	8	8,5	5	6	5,5	9	5,5	4,5	6	11	11	7	5	7	7	5	8,5
	f.	0	0	0	0	25,6	25,2	25	21,7	27,9	26,8	29	0	22,3	24,4	25,8	28,5	26,7	26	25,4
L. Nr 3 (20 mm. Rm.)	l.	10	13,5	18	16	18	22	21,5	17	17	15	16	14,5	18	17	14	15,5	17	15	16
	f.	0	0	0	0	0	0	0	51,3	48,4	49,6	53,2	57,1	51	54,5	54,5	54,1	51,7	51	45,8
Cm.³ O_2 pr. l.		11,9																		
Cm.³ CO_2 pr. l.		1,1																		

Dat. (Forts.)		22/10 1919				23/10				24/10				25/10.						
Ewz.		96[15]	99[25]	103[40]	106[25]	120[25]	124[10]	128[15]	131	142[35]	147[35]	152[15]	153[55]	157[15]	159[55]	163	165	166[45]	169[35]	170[45]
Temp.		14,5	14,8	15,2	14,8	15,2	14,6	15,3	15	14,5	15,3	15,4	14,7	15,3	15	14,7	14,3	14,3	15	15,2
L. Nr 1 (b Rg)	l.	5,5	6,5	5	5	9,5	9	12	11	16,5	17	16	21,5	21	23	—	—	u.	22	23,5
	f.	21,7	25,3	27,6	22,2	31,7	29,6	31,5	34,7	38,2	42,2	35,7	44,1	44,4	48	—	—	u.	u.	u.
L. Nr 2 (10 mm. Rm.)	l.	6	5	9	7	9	9,5	12	11,5	15	15,5	19,5	21	30	30,5	25	24	23	8	13
	f.	29,1	30,8	29,1	28,2	28,6	32,3	37,3	38,2	37	44,8	45,5	45,5	49,2	47,7	42	42,9	39,7	u.	u.
L. Nr 3 (20 mm. Rm.)	l.	16	18	16	16	14,5	15	13,5	17,5	20	23	20,5	27	—	27	31,5	28	27,5	24	0
	f.	45,5	48,8	52,2	54,5	53,6	53,2	48,8	50	58,8	59,4	54,5	57,7	—	52,6	45,5	44,4	46,9	u.	0
Cm.³ O_2 pr. l.																				0,09
Cm.³ CO_2 pr. l.																				8,6

Die Werte des »Schlammhöhenexperiments». Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; b Rg = Kulturröhre bis zum Rand gefüllt (s. Text); 10 mm. Rm. = 10 mm. hohe Röhrenmündung nicht mit Schlamm gefüllt; 20 mm. Rm. = 20 mm. hohe Röhrenmündung, nicht mit Schlamm gefüllt. Übrige Bezeichnungen s. auch Tab. II (S. 55).

der Serie, über welche jetzt referiert werden soll, nur 3 verschiedene Höhen bzgl. der Röhrenmündungen gehabt, von denen jedoch keine sofort maximale Dyspnoë oder Asphyxie verursachte. Die 3 Höhen der Röhrenmündungen waren: 1) bis zum Rande gefüllte Röhre, 2) 10 mm. freie Röhrenmündung und 3) 20 mm. freie Röhrenmündung. Bei genauem Studium dieser, mit Hilfe des Experimentes aufgestellten Tabelle X. wird man jedenfalls finden, dass Dyspnoë, ja sogar Asphyxie bei extremen Bedingungen eintreten muss.

Das Experiment war nach der Methode »Altwerden des Wassers» angeordnet (Fig. 27). Ich benutzte 4 Kuvetten, wovon in der Tabelle nur eine angeführt ist. In jeder Kuvette hatte ich 3 Kulturen aufgestellt, und zwar ist Nr. 1. immer bis zum Rande gefüllt, Nr. 2. mit 10 mm. Röhrenmündung und Nr. 3. mit 20 mm. Röhrenmündung. Die Aufstellung ist dieselbe in allen Kuvetten, und die Resultate sind auch übereinstimmend; Wasserspülung war wie gewöhnlich. Nachdem die Tiere einige Zeit in gewöhnlichem Wasserleitungswasser gestanden hatten (diese preliminären Beobachtungen in der Tabelle weggelassen), folgte das eigentliche Experiment nach dem Wasserwechsel. Als Untersuchungsobjekt wurden in diesem Experiment *Limnodrilus*-Individuen benutzt.

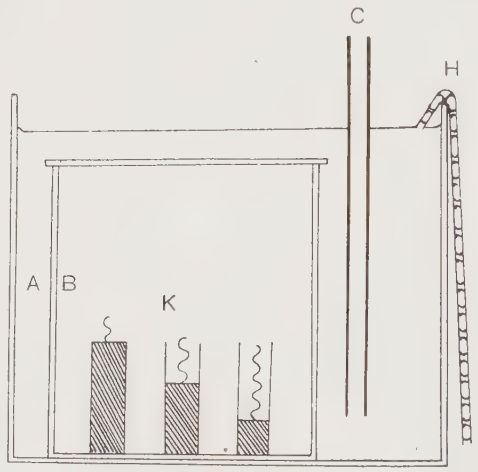

Fig. 27.

A = Aussengefäss; B = Experimentgefäss; C = Wasserhahn; H = Heber; K = Experimentkulturen, verschieden hoch gefüllt.

In der Kurve (Fig. 28) sind nur die Reaktionen von Nr. 1. und Nr. 3. zur Behandlung gekommen. Die Reaktion von Nr. 2. liegt intermediär zwischen diesen beiden. Man sieht also ohne weiteres, wie das Tier Nr. 3., welches am wenigsten Schlamm zur Verfügung hatte, schon ganz zu Beginn mit grosser Länge reagiert, während das Tier Nr. 1. in der bis zum Rande gefüllten Kultur, wie gewöhnlich im Anfang mit sehr geringer Länge reagiert. Darauf folgt in beiden Kurven ein langer statischer Zustand, wie wir ihn von den vorhergehenden Experimenten her gewohnt sind, aber dieser ist bei den beiden Tieren auf verschiedenem Niveau gelegen: in der niedrig gefüllten Kultur ist nämlich die Länge viel grösser, trotz der im übrigen gleichen äusseren Bedingungen. Dann kommt aber schliesslich in bezug auf die Längenreaktion in beiden Fällen der obligate Gipfel, der die maximale Dyspnoë angibt. Der steile Abfall zur Asphyxie ist jedoch hier nicht genügend ausgeprägt oder nur im Beginn; die Tiere waren zu unruhig (s. Tab.), um eine genaue Registrierung zu ermöglichen. Gewissermaassen sieht es in der Kurve betr. des Individuums Nr. 3. so aus, als ob der Abfall bei der Analyse schon eingetroffen wäre, aber eigentlich war das Tier während der letzten Stunden hinuntergekrochen (in der Tab. und Kurve Länge u.

Fig. 28.

Kurve über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen Nr. 1. und Nr. 3. im »Schlammhöhlenexperiment». Abszisse = Dauer des Experimentes in Stunden; Ordinate = Frequenz (f.) und Länge des freien Hinterkörpers (l.) in mm. Frequenzkurve von Nr. 3, = – – – –; Längenkurve von Nr. 3. = + + + +; Frequenzkurve von Nr. 1. = ……; Längenkurve von Nr. 1. = ————.

Frequenz = 0 berechnet), und es wäre möglich, dass das Tier wieder beim Heraufkommen mit grosser Länge und Rythmik reagiert hätte.

Dies war jedoch nicht wahrscheinlich. Die O_2-Konzentration war nämlich nur 0,09 cm.³ O_2 pr. l. In der ersten Serie von O_2-Experimenten nach der »Wasseraustauschmethode», konnten wir als Grenze zwischen Asphyxie und Dyspnoë eine O_2-Konzentration zwischen 0,23 cm.³ pr. l. und 0,06 cm.³ pr. l. ermitteln. Durch diese Analyse ist es gelungen, diese Grenze noch schärfer zu ziehen, d. h. der Übergang von dem einen Zustand in den andern findet statt bei einer O_2-Konzentration von ungefähr 0,09 cm.³ pr. l. Dieser Wert stimmt mit dem Resultat eines vorigen Experiments nach der Methode »Altwerden des Wassers» überein, wo die Analyse eine Konzentration von 0,08 cm.³ O_2 pr. l. für den Absturz selbst angab (S. 80). Genauer können wir die Grenze sicherlich nicht ziehen, weil wir nun Mengen zu analysieren haben, welche sich der Fehlergrenze für die quantitative Analyse nähern, und andererseits weil wir mit individuellen Variationen zu rechnen haben, wie z. B. Nr. 2 zeigt. Ausserdem kann auch die Qualität des Schlammes hierbei von einigem Einfluss sein.

Was die Rythmik betrifft, so kann sie bei den Tieren der niedrig gefüllten Kulturen zeitweise dadurch gehemmt werden, dass der Kontakt des Hinterkörpers mit einer Wand (hier Röhrenmündung) störend auf dieselbe zu wirken scheint. Im

allgemeinen setzt sie bei den Tieren der niedrig gefüllten Kulturen etwas früher ein, als bei denen, die sich in den bis zum Rande gefüllten Kulturen befinden, und sie erreicht sehr schnell einen Frequenzwert, der keine weitere Steigerung mehr zulässt, so z. B. bei den Reaktionen des graphisch erläuterten Tieres (Nr. 3). Bei diesem Tier unterbleibt deshalb in der Frequenzkurve jede Gipfelbildung, die dagegen bei Nr. 1. sehr deutlich ist. Das Resultat würde genau so sein, würde man die Individuen in den anderen Kuvetten ebenfalls einer solchen graphischen Erläuterung unterziehen. Betr. der Hinterkörperlänge ist jedoch das maximale Dyspnoëstadium sehr deutlich ausgeprägt, wenn auch die Kurve im ganzen abgeflacht ist. Als ein direktes Maass auf die Abflachung können wir das sinkende Verhältnis zwischen Gipfelwert und eupnoischem (das Stadium, wo die Kurve horizontal verläuft) Durchschnittswert ansehen. Dies Verhältnis ist mit Rücksicht auf das Tier Nr. 3. ungefähr $\frac{31,5}{16}$ und für das Tier Nr. 1. $= \frac{23,5}{5}$ (oder abgerundet 2 : 5); dies bedeutet, dass das im allgemeinen eupnoische Stadium das dyspnoische Stadium näher gerückt hat. Auch dass das Maximum in der Längenkurve schon zu Beginn einer Serie zu erreichen ist, habe ich mehrmals konstatiert. Hätte ich in dieser Serie mit einer genügend niedrig gefüllten Kultur gearbeitet, so wäre auch bei der Längenkurve keine Gipfelbildung eingetreten, sondern die Kurve wäre gerade verlaufen bis zu dem Punkt, wo der asphyktische Absturz eintritt. In diesem Experiment sind wir also erst halbwegs gekommen, d. h. noch nicht auf das Niveau des höchsten Gipfels.

Wir haben damit gefunden, dass die Maxima für Länge und Rythmik nicht eintreffen müssen, nachdem die Tiere so oder so lange einer gewissen niedrigen aber konstanten O_2-Konzentration ausgesetzt worden sind. Ich habe eine solche Annahme durch mancherlei andere Experimente zu widerlegen gesucht; diese gründeten sich alle auf die eventuelle Möglichkeit, diese Maxima auf unbegrenzte Zeit auszudehnen, mittels niedriger O_2-Konzentrationen, aber sie missglückten in der Regel auf Grund der grossen O_2-Zehrung. Erst durch diese Anordnung ist es möglich, die erwähnten Stadien noch weiter auszudehnen, und wir finden auch, dass die Tiere recht lange Zeit ziemlich ausgeprägt dyspnoisch sein können, ohne dass deshalb die maximale Gipfelbildung in der Kurve früher als bei den andern Tieren eintritt. Die respiratorische Kurve ist im ganzen ein Ausdruck für die unmittelbaren Veränderungen in der O_2-Konzentration. Wie ihr stark gebogener Verlauf und die Diskontinuität zwischen Dyspnoë und Asphyxie in bezug auf diese letztgenannte Tatsache gedeutet werden sollen, darauf kommen wir im Verlauf der Abhandlung noch oftmals zurück.

Aus diesem Experiment können wir folgern, dass die Veränderungen der Rythmik und ebenso die der Länge mit den äusseren Verhältnissen auf noch intimere Art in Zusammenhang stehen, als es uns die vorhergehenden Experimente ahnen lassen. Verändern wir die äusseren Bedingungen, wenn auch nur ein wenig, so verspüren wir sofort eine Veränderung in dem Benehmen der Tiere. Das Experiment demonstriert jedoch nicht nur eine ausserordentlich grosse Empfindlichkeit

der Tiere äusseren Veränderungen gegenüber, sondern die eigentliche Grund für diese Empfindlichkeit der Tiere minimalen Veränderungen der äusseren Bedingungen gegenüber liegt eher darin, dass das Milieu selbst, in welchem sich das Leben der *Tubificiden* abspielt, für diese minimalen Veränderungen enorm empfindlich ist, d. h. es ist *in respiratorischer Beziehung labil.* Ist ein noch so geringes Hindernis für den freien Gasaustausch durch die Diffusion im Weg, so wird die aërobe Respiration der Tiere beeinträchtigt, aber ihre Reaktionen sind eigentlich nur etwas sekundäres, da sie nur Indikatoren auf die Empfindlichkeit des Milieus sind.

Bei der Untersuchung der täglichen Veränderungen in einem vorhergehenden Kapitel machten wir auf die Labilität des Mediums in temporärer Hinsicht aufmerksam. In diesem Schlammhöhenexperiment haben wir gezeigt, dass die Eigenschaft des Mediums unmittelbar von den rein lokalen Konfigurationen abhängt, oder mit andern Worten, wir haben eine Variante der Eigenschaft ermittelt, die ich die lokale Labilität des episapropelischen Milieus genannt habe. Wir haben vorher gefunden, dass diese lokale Labilität sich in der Schlammoberfläche dadurch geltend macht, dass sie unter normalen Verhältnissen eine haarscharfe Grenze zwischen einer aëroben und einer anaëroben Schicht zieht. Dies können wir dahin ausdehnen, dass auch in der Wasserschicht in unmittelbarer Nähe der Schlammoberfläche grosse Unterschiede in der O_2-Konzentration herrschen müssen, selbst bei geringen Niveaudifferenzen, also eine respiratorische Mikroschichtung. Wir haben in diesem Experiment demonstriert, wie Tiere, welche in eine kleine Vertiefung in den Schlamm geraten sind, auch sofort auf die dort etwa veränderten Verhältnisse in respiratorischer Beziehung reagieren. Sicherlich sind die experimentellen Eingriffe im vorliegenden Fall nicht extrem, sondern eher umgekehrt; denn in der Natur wäre eine solche Vertiefung von zwei cm. mit Wänden aus Schlammaterial umgeben gewesen, und damit wären grössere Bedingungen geschaffen, die Labilität noch wirksamer zu machen.

Wie wir sehen, kann es also leicht geschehen, dass in einer experimentellen Anordnung respiratorische Faktoren versteckt sein können, welche wir kennen müssen, um allgemeine Schlüsse ziehen zu können. Des weiteren haben wir in diesem Experiment erklärt, dass die respiratorische Kurve Veränderungen erfahren kann, die in ökologischer Hinsicht als ein Ausdruck gegenüber den Veränderungen im Medium anzusehen sind.

Mit Rücksicht darauf kommt folgende Frage hinzu: In welchem Verhältnis stehen die oben referierten, versteckten respiratorischen Faktoren, welche durch eine erschwerte O_2-Diffusion gebildet werden, zu den respiratorischen Eigenschaften des Milieus, in bezug auf die Gestaltung der »normalen» respiratorischen Kurve? In keinem Falle haben wir die O_2-Diffusion ganz eliminiert; denn in den niedriggefüllten Röhren sind sie nur *anders beschaffen*, als in den bis zum Rande gefüllten. Auch im letzteren Fall muss eine O_2-Diffusion von oben, hinein in den Schlamm vorhanden sein. Es ist daher mit in Berechnung zu ziehen, ob nicht möglicherweise die Kurven, mit denen wir bisher gearbeitet haben, einen Ausdruck

für die speziellen O_2-Diffusionsverhältnisse darstellen, und nicht so sehr für die zeitweise in Frage kommenden, absoluten O_2-Konzentrationen, wie sie durch die O_2-Analyse konstatiert werden. Damit wäre eigentlich *keine der respiratorischen Kurven als »normal» zu bezeichnen, sondern sie alle wären anzusehen als Exponenten für eine in verschiedenen Fällen verschieden beschaffene Wechselwirkung zwischen Schlamm und O_2-Konzentration des Wassers, wie diese in einer respiratorischen Mikroschichtung hervortritt.*

Die Frage ist deshalb sehr kompliziert, weil wir einerseits sorgfältige Rücksicht auf die physiologischen Mechanismen, andererseits auf die im Medium steckenden ökologischen Faktoren zu nehmen haben.

Die Diffusionsverhältnisse zwischen Wasser und Schlamm.

Wir sind fortwährend auf die O_2-zehrenden Eigenschaften des Sapropels gestossen. Demzufolge müssen wir annehmen, dass eine bald mehr bald minder O_2-arme Wasserschicht sich immer unmittelbar nahe der Schlammoberfläche befinden muss. Deshalb ist es nicht ohne weiteres sicher, dass die O_2-Analysen in den vorigen Experimenten einen eindeutigen und adäquaten Ausdruck geben für die respiratorischen Verhältnisse, unter welchen die Mitglieder der episapropelischen Fauna leben.

Wir brauchen nur an die grossen Unterschiede im O_2-Gehalt zu erinnern, welche in den Seen zwischen den oberen Wasserschichten und dem Tiefenwasser existieren können. Dass Differenzen in vertikaler Richtung in der Nähe des Grundes von besonders grossen Dimensionen, bei Niveauunterschieden von nur ein oder zwei cm., sein können, erscheint merkwürdig. Doch verliert diese Tatsache, die wir schon berührt haben (S. 21), an Eigentümlichkeit, wenn wir gleichzeitig darauf achten, dass wir gerade hier die grossen Gegensätze erwarten können, da der Schlamm vollständig O_2-frei ist, bis hinauf zur seiner Oberfläche, die an das Wasser grenzt, dessen O_2-Gehalt binnen weiten Grenzen wechseln kann.

Um diesen Fragen näher zu treten ist es vielleicht nötig, sich an die verschiedenen Prozesse zu erinnern, auf welche wir Bezug nahmen bei einer Auseinandersetzung über den Gasaustausch zwischen Schlamm und Wasser. Wir haben dabei zu unterscheiden 1) die O_2-Absorption des Schlammes, 2) die O_2-Diffusion, 3) die »Exhalation» des Schlammes von leicht oxydablen Substanzen und 4) die Aufwärtswanderung der Organismen vom Schlamm hinauf in die Wasserschichten bei sinkender O_2-Spannung.

Für die Berechnung von Diffusionsprozessen im allgemeinen gilt die von Fick aufgestellte Formel (Fick, 1855; Stern 1913):

$$ds = k \cdot \frac{dc}{dx} \cdot q \cdot dt$$

k = Konstante, verschieden für verschiedene Stoffe und Lösungsmittel.

$\frac{dc}{dx}$ = Konzentrationsgefälle, wo dc (in diesem speziellen Fall) die Konzentrations*zunahme* nach einer Strecke dx bezeichnet.

q = Diffusionsquerschnitt.

dt = Zeit.

ds = Menge der Substanz, die in der Richtung des Gefälles durch q während dt diffundiert.

Diese allgemein gültige Formel wird hier bei einer Bestimmung der O_2-Diffusion angewandt. Die Frage, die hier zu beantworten ist, lautet folgendermaassen: Wie ist die O_2-Konzentration in den Tiefenschichten des Wassers gleich über dem Schlamm beschaffen bei verschiedenen O_2-Konzentrationen oben im Wasser (= die »allgemeinen» O_2-Konzentrationen)?

Um leichter an diese Frage heranzukommen, denken wir uns ein in dieser Hinsicht ideal angeordnetes Experiment. Als Experimentgefäss benutzen wir einen zylindrischen oder parallelepipedischen Behälter. Auf dessen Boden liegt Schlamm in gleichmässiger Schicht und darüber Wasser, welches das Gefäss bis zu dem luftdicht schliessenden Deckel füllt. Wir wechseln das Wasser in diesem Gefäss und machen dabei Wasseranalysen in bestimmten Zeitabständen z. B. alle 24 Stunden. Wir wollen untersuchen, welche Faktoren dabei für die Berechnung der Veränderungen in der O_2-Konzentration der Tiefenschichten mitspielen.

Wir behandeln zuerst die Faktoren, welche als Konstanten eliminiert werden können. Ein solcher Faktor ist vor allem die O_2-Absorption des Schlammes. Wir haben Grund anzunehmen, dass diese immer eine vollständige ist (S. 18) und darum auch immer eine Konstante in den Berechnungen darstellt; denn wir können sagen, dass der O_2-Gehalt des Schlammes $= 0$ ist. Ein Faktor, der auch eine Konstante darstellt, ist die Zeit, da ja die verschiedenen Partialexperimente nach 24 Stunden abgebrochen wurden. Dasselbe gilt für den Querschnitt, wodurch die O_2-Diffusion vor sich geht; denn er ist auf jedem Niveau derselbe.

Der nächste Faktor ist die Menge diffundierter Substanz, welche, im Gegensatz zu den vorhergenannten, eine variable Grösse ist. Da Zeit und Querschnitt Konstante sind und wir annehmen müssen, dass die O_2-Absorption des Schlammes eine vollständige ist, so steht diese in direktem Verhältnis zu dem Konzentrationsgefälle. Dieses wird von zwei Faktoren bestimmt, nämlich der Konzentrationszunahme zwischen den beiden Endpunkten einer Strecke und der Länge dieser Strecke.

Wir müssen also untersuchen, woher wir Werte bekommen, welche ein Maass für die Konzentrationszunahme bilden. In dem Fall, von welchem diese Berechnungen ausgehen, haben wir es mit einem System zu tun von successiv abnehmenden Konzentrationen, welches soz. zwischen zwei Polen liegt; der eine von diesen ist der Schlamm, dessen O_2-Konzentration $= 0$ ist, der andre Pol ist dadurch bekannt, dass wir die O_2-Konzentration desselben bei der Wasseranalyse bestimmt haben. Das Resultat der Wasseranalyse gibt genau die O_2-Konzentration an, die im grossen und ganzen in dem Gefäss herrscht (d. h. die allgemeine O_2-Konzentration), und ist nicht etwa eine Art Durchschnittswert für verschiedene O_2-Konzentrationen, welche in dem Behälter auf verschiedenem Niveau zu finden wären. Dass die Kon-

zentration überall dieselbe ist, geht aus den O_2-Proben hervor, die bei nicht zu niedrigem O_2-Gehalt in parallelen Analysen meistens um weniger als 1 % differierten.

Was die Strecke betrifft, worauf sich die O_2-Konzentrationszunahme in einem System Schlamm-Wasser (die O_2-Konzentration des letzteren ist ja durch die O_2-Analyse angegeben) bezieht, so haben wir die unteren, über dem Schlamm vorhandenen, gleichdicken Schichten zu berücksichtigen. Fick's Formel sagt, dass die Menge diffundierter Substanz direkt proportional zu der Konzentrationszunahme ist, aber umgekehrt proportional zu der Strecke, auf welche sie sich bezieht. Wenn wir nun mit gleich grossen Strecken operieren, haben wir nur Rücksicht auf die Konzentrationszunahme zu nehmen.

Damit können wir übergehen zur Behandlung des eigentlichen Themas. Jedoch will ich vorausschicken, dass die nun folgende Erläuterung keine präzise mathematische Deduktion sein soll, sondern sie soll nur in etwa eine Vorstellung geben, von den wirklich eigentümlichen Verhältnissen, und uns somit der eigentlichen Beantwortung der Frage näher bringen. Wir wollen untersuchen, wie hoch über den Schlamm eine Schicht von einer gewissen, niedrigen O_2-Konzentration, bei verschiedenen allgemeinen, gemäss der Wasseraustauschmethode regulierten O_2-Konzentration nach einer in den verschiedenen Partialexperimenten gleichlangen Zeit sich befindet. Ich will das Resultat der folgenden Deduktion antizipieren dadurch, dass ich schon jetzt auf die Frage antworte: *Eine Schicht von einer gewissen geringen O_2-Konzentration befindet sich bei stärksten O_2-Konzentrationszunahmen (d. h. grosser O_2-Gehalt im Wasser, da der O_2-Gehalt des Schlammes immer = 0 ist) also bei typischer Mikroschichtung, gleich in der Nähe des Schlammes, bei geringerer Zunahme, also beginnender Makroschichtung, etwas ferner* usw.

Ich will den Verlauf zu erläutern versuchen durch folgende Darlegung, wobei ich im Anfang die Annahme machen will, dass die Konzentrationsunterschiede zwischen den Schichten in dem Wasser über dem Schlamm gleichgross sind, was jedoch nicht der Fall ist; in welcher Richtung jedoch diese Approximation wirken wird, werde ich später sagen. Wir nehmen an, dass wir von einer allgemeinen O_2-Konzentration = 16 ausgehen, und unsre Aufgabe ist, der Lage einer Schicht von einer O_2-Konzentration = 0.25 zu folgen. Wir nehmen an, dass sich diese Schicht auf einer Höhe = b über dem Schlamm befindet. Wenn wir nun die Höhe dieser Schicht über dem Schlamm bei einer allgemeinen Konzentration von O_2 = 8, aber unter im übrigen gleichen Bedingungen, berechnen, muss die Schicht sich auf einer Höhe = 2 b befinden; denn nun sind die Konzentrationsunterschiede nur halb so gross. Wählen wir eine Konzentration = 4, so muss die Schicht infolgedessen auf einer Höhe liegen, welche wiederum das Doppelte der vorherigen also = 4 b sein muss u. s. w. Wenn wir mit Hilfe dieser Deduktion eine Kurve aufstellen (Fig. 29), worin die ausgezogene Linie (betr. punktierter s. unten) die Lage der Schicht illustrieren soll), wo die Ordinate gebildet wird von dem Niveau über dem Schlamm, und die Abszisse von der allgemeinen O_2-Konzentration, wie sie die Wasseranalyse ergab, so erhalten wir als Resultat eine stark gebogene Kurve, die die oben

angeführte, antizipierte Deduktion illustrieren soll. Ich habe Approximation gemacht, die dass ich annahm, dass der Konzentrationsunterschied zwischen den Schichten in gleichmässigem Zwischenraum und mit demselben absoluten Wert verlief. So ist es jedoch keineswegs. Die Konzentrationszunahme von unten nach oben kann nämlich nicht durch eine gerade Linie illustriert werden, sondern nur durch Kurven, welche mehr oder weniger gebogen sind. Bei hoher allgemeiner O_2-Konzentration in einer Wassersäule, nimmt die O_2-Konzentration am Boden sehr schnell, aber weiter oben langsamer ab, was gleichfalls aus der von Fick aufgestellten Formel hervorgeht. Bei niedriger allgemeiner O_2-Konzentration macht sich dieser Umstand weniger geltend, und der Konzentrationsunterschied zwischen den Schichten kommt der geraden Linie näher, um schliesslich damit zusammenzufallen, wenn die O_2-Konzentration im ganzen Gefäss = 0 ist, d. h. nun können in bezug auf O_2 sich keine Konzentrationsunterschiede mehr geltend machen.

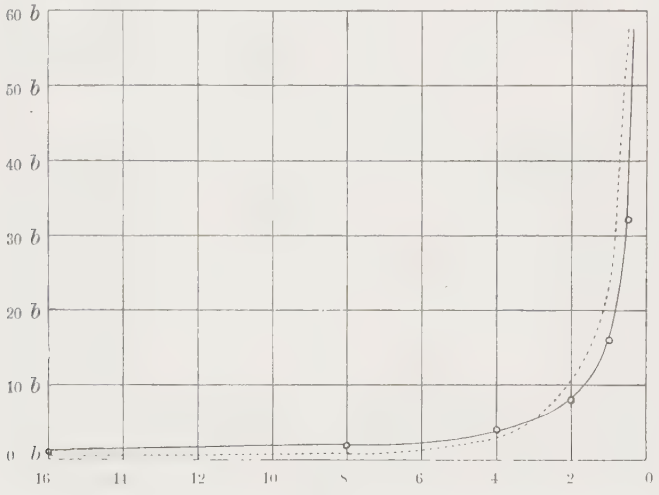

Fig. 29.
Kurve über die Lageveränderungen einer Wasserschicht über Schlamm, deren O_2-Gehalt = 0,25 ist. Erklärung im Text.

Mit Rücksicht auf die vorherige Deduktion, als wir approximativ annahmen, dass die Konzentrationszunahme für die ganze Strecke dieselbe sei, haben wir statt dessen zu berechnen, dass bei höherer allgemeiner O_2-Konzentration die Schichten mit der niedrigen Konzentration dicht an der Schlammoberfläche gesammelt sind, während sie bei niedriger allgemeiner O_2-Konzentration weit von einander entfernt sind. Wir haben also die gesuchte Schicht bei hoher O_2-Konzentration noch näher dem Schlamm zu suchen, als es die Deduktion angibt, während sie bei niedriger O_2-Konzentration noch höher liegt. Die wirkliche Kurve für die Lage dieser Schicht muss also von noch stärkerer Steigung werden, als die vorher berechnete und im Verhältnis zu dieser in der Weise verlaufen, wie ich es in der oben angeführten Figur ungefähr mit der punktierten Linie illustrieren will. Aus demselben Grunde sind die Wasseranalysen in bezug auf O_2, praktisch genommen, ein richtiger Ausdruck für den allgemeinen O_2-Gehalt, da bei hohen O_2-Konzentrationen die grossen Differenzen nur in unmittelbarer Nähe des Bodens realisiert sind, und bei geringen O_2-Konzentrationen natürlich die Differenzen verschwinden.

Bisher haben wir mit konstanter Zeit gearbeitet. Man kann auch die Frage aufwerfen, wie die bezügliche Schicht zu verschiedenen Zeitpunkten, aber bei kon-

stanter allgemeiner O_2-Konzentration steigt. Das ist eine relativ einfach zu beantwortende Frage. Zu Anfang muss die Diffusion sehr energisch einsetzen, da sich die Wasserschicht der Ausgangskonzentration des O_2 in unmittelbarem Kontakt mit dem Schlamm befindet, welcher ja O_2 entbehrt, weshalb der Konzentrationsunterschied anfangs am grössten sein muss. Die betreffende Schicht muss deshalb während dieses Initialintervalles am schnellsten wandern. Nachdem die Diffusion eine zeitlang fortgeschritten ist, verwischt sich der Gegensatz zwischen Wasser und Schlamm betreffs der O_2-Konzentration, weil zwischen den Schlamm und die Wassersäule eine Serie von Schichten mit nach abwärts zu abnehmender O_2-Konzentration getreten ist. Die Konzentrationszunahme hat sich auf eine grössere Strecke ausgedehnt, und die Diffusion ist damit geringer geworden. Folglich wandert die Schicht in diesem letzteren Stadium bedeutend langsamer und ihre Lage ist stabiler. Aus dem eben gesagten geht hervor, dass alle Interpolationen zur Berechnung des O_2-Gehaltes in einem Experiment nach der Methode »Altwerden des Wassers» ziemlich umständlich sind, so dass ich gänzlich davon abstand. Übrigens laborieren diese Experimente nicht nur mit der Zeit als einem variablen Wert, es stecken auch successiv veränderte, allgemeine O_2-Konzentrationen hierin, weil die luftdicht geschlossenen Experimentsgefässe, die dabei benutzt wurden, zu klein und zu seicht waren, nämlich nur 10 cm. tief.

Wir stellten uns die Frage, ob die Veränderungen der O_2-Konzentration in den höheren Wasserschichten genau denen in den Schichten gleich über der Schlammoberfläche entsprechen. Wir finden, dass die Veränderungen in der O_2-Konzentration des Tiefenwassers in mehreren Hinsichten in einer anderen Richtung gehen. Die O_2-Analyse als solche gibt infolgedessen nicht direkt die Verhältnisse an der Schlammoberfläche wieder, wenn auch natürlich die Veränderungen hier in genauer Relation stehen zu denjenigen in höher gelegenen Wasserschichten.

Hierzu kommt, ausser der O_2-Diffusion noch eine Reihe anderer Erscheinungen, welche dazu beitragen, alle hierhergehörigen Berechnungen zu komplizieren. In erster Linie sind dies die Prozesse, welche ich unter der Bezeichnung zusammenfassen will »Exhalation des Schlammes von oxydablen Substanzen», welch letztere in einer Produktion von anaëroben Stoffen besteht (S. 22). Nun können wir jedoch die Wirkung dieser Exhalation nicht nach rein chemischen Gesetzen berechnen, wobei hauptsächlich die Reaktionsgeschwindigkeit dieser Stoffe als Reduktionsmittel berücksichtigt würde. Es tritt vielmehr ausserdem bei diesem Saprobisierungsprozess in vertikaler Richtung eine Aufwärtswanderung der polysaproben Organismen des »endosapropelischen» Mediums in das freie Wasser hinauf oder in den Schlamm zurück auf. Diese Organismen haben zur Aufgabe, die Exhalationsprodukte zu oxydieren (cfr. S. 18, 23), tragen aber dadurch zu einer Beschleunigung der O_2-Zehrung bei. Alle diese verwickelten Prozesse, die hier erwähnt worden sind, sind somit eigentlich nur aus didaktischen Gründen von einander zu scheiden. Wir können sagen, dass das hauptsächliche Moment darin liegt, dass die anaërobe Schicht, die unter aëroben Verhältnissen in das Endosapropel zu verlegen ist, bei allgemeiner

O_2-Armut des überlagernden Wassers in letzteres hinaufsteigt. Dies Hinaufsteigen muss immer schneller werden, je mehr die O_2-Armut ausgeprägt wird.

Es ist klar, dass diese Eigentümlichkeiten betreffs der Veränderungen in den respiratorischen Verhältnissen des Tiefenwassers, in besonderer Weise den Reaktionen der Faunakonstituenten, welche in diesem Milieu leben, ihren Stempel aufdrücken müssen. Im folgenden Kapitel soll diese Frage Gegenstand einer Untersuchung werden.

Die ökologische Bedeutung der respiratorischen Kurve.

Um Klarheit über die ökologische Bedeutung der respiratorischen Kurve zu gewinnen, habe ich die bereits genannten Deduktionen gemacht. Ich betrachte diese Deduktionen als von allergrösster Bedeutung, nicht nur, wenn es sich darum handelt, die Reaktionen der *Tubificiden* auf abnehmenden O_2-Gehalt zu beurteilen, sondern auch, wenn es gilt, die Anpassungen der ganzen episapropelischen Fauna und Flora zu bewerten.

Ich will die respiratorischen Kurven, besonders die der ersten Serie von O_2-Experimenten zum Gegenstand eines Studiums machen, aber nun ausgehend von diesen neuen Gesichtspunkten, womit dann auch die Resultate zu verbinden sind, welche wir bei andern Experimenten gewonnen haben. Ehe ich jedoch hierauf näher eingehe, will ich einige Bemerkungen machen über die Anordnung der O_2-Experimente, wie und in welchem Grade diese kongruieren oder differieren in bezug auf die ideale Experimentanordnung, die den Kalkulationen des vorhergehenden Kapitels zu Grunde liegt. Betreffs der Zeit können wir annehmen, dass sie hier fast konstant ist. Sie differiert zwar etwas, aber wir haben in der vorigen Deduktion gesehen, dass, wenn wir mit genügend langen Zeiten operieren, allmählich ein relativ stabiler Zustand in den Diffusionsprozessen eintritt, wenigstens bei hoher O_2-Konzentration. Bei niedrigen O_2-Konzentrationen sind die Verhältnisse äusserst labil, weshalb der absolute Wert des Fehlers sehr gross wird, ein Umstand, der jedoch wenig bedeutet, da die erhaltenen Werte, welche in absolutem Maass sehr gross sind, so dicht auf der Abszisse liegen, dass der mächtige Schlusseffekt jedenfalls hervortritt.

Schwerer zu berechnen ist dagegen der Diffusionsquerschnitt. Wir setzten in der Deduktion einen konstanten Querschnitt voraus. Die Verhältnisse sind jedoch nicht in dieser Art realisiert in der genannten Serie von Experimenten. Die Kulturen waren in einer dichten Reihe *in einem Winkel* des Aquariums aufgestellt. Infolgedessen wird der Diffusionsquerschnitt nach aussen vergrössert, im grossen und ganzen in derselben Skala, wie mit wachsendem Radius ein Zirkelquadrant in peripherem Umkreis wächst, also nach den Proportionen $\frac{\pi \cdot 2 \cdot r}{4}$. Es ist ja natürlich, dass dieser Umstand ein Begünstigen der O_2-Diffusion bezeichnet, was dazu beitragen muss, die hohe Lage einer, in bezug auf die O_2-Konzentration

besonders beschaffenen Schicht zu verhindern. Erst wenn Wasser von einer Konzentration, welche der der betreffenden Schicht sehr nahe kommt, zugesetzt wird, wird die betreffende Schicht höher verlegt, um schliesslich bei Zusammenfallen der allgemeinen O_2-Konzentration und der O_2-Konzentration der wandernden Schicht in die Richtung an die Wasseroberfläche am schnellsten hinaufzuwandern. Die Kurve bekommt deshalb auch hier die Neigung, Winkelform anzunehmen. Wir haben es hier mit einer experimentellen Anordnung zu tun, welche einen Gegensatz bildet zu der des »Schlammhöhenexperiments». In diesem war in den niedriggefüllten Röhren die O_2-Diffusion erschwert, während sie bei der genannten Aufstellung in hohem Grade begünstigt wurde.

Wir müssen jedenfalls zugeben, dass die deduzierte Kurve über die Lageveränderungen der O_2-Schichten und der erste Teil der Reaktionskurve der Tiere eine sehr merkwürdige Kongruenz bilden. Die Länge zeigt ohne weiteres denselben stark gebogenen Verlauf, während dies nicht so deutlich der Fall ist bei den Frequenzveränderungen an und für sich. Der Kern des Problems liegt jedoch darin, dass die Rythmik an Effekt nicht so sehr gewinnt durch eine vergrösserte Frequenz, als vielmehr durch eine grössere Länge. Die Effektkurve zeigt also in hohem Grade Parallelität mit der Kurve über die Längenzunahme und zeigt denselben eigentümlichen, stark gebogenen Verlauf. Es dürfte deshalb angebracht sein, eine Untersuchung darüber anzustellen, ob nicht vielleicht die Art der Reaktion der *Tubificiden* auf Abnehmen in der O_2-Konzentration in näherem Zusammenhang steht mit den eben abgeleiteten Eigentümlichkeiten in der O_2-Diffusion und O_2-Konzentration des Tiefenwassers unter denselben Verhältnissen.

In dem Schlammhöhenexperiment haben wir bereits zeigen können, dass die Reaktionskurve der *Tubificiden* auf abnehmenden O_2-Gehalt verändert werden kann, und wir waren schon damals geneigt, anzunehmen, dass ihre Reaktionskurve, auch unter »normalen» Verhältnissen, ein Ausdruck für Veränderungen in dem respiratorischen Medium ist, welche nicht ganz adäquat durch die O_2-Analysen ausgedrückt werden. Nun ist es mir wirklich gelungen, die Anwesenheit solcher Veränderungen zu beweisen. Besonders bezeichnend ist es, dass diese Veränderungen von derselben Art sind wie die, die im »Schlammhöhenexperiment» zum Ausdruck kamen, und gleich diesen unter die O_2-Diffusion fallen.

Aber da tritt uns die bereits aufgestellte Frage entgegen, worin besteht die ökologische Bedeutung der Reaktionen der Tiere? Dabei kommen wir auf die Frage zurück: Hautatmung oder Darmatmung? oder bestehen sie beide nebeneinander? Wir waren schon vorher geneigt, der Hautatmung eine grössere Bedeutung abzusprechen im Vergleich zur Darmatmung. Aber damals, als wir die Frage stellten, blieb als Unbekannte die Funktion des ausserordentlichen Längenzuwachses, welchen das Tier besonders bei Dyspnoë zeigt und ebenso die der Rythmik und ihre Zunahme an Frequenz. Betreffs dieser letzteren hat man nun einfach angenommen, dass sie der Hautatmung dient, was Eisig in bezug auf *Capitella* annimmt (1887) und wogegen Babák nichts einzuwenden hat (1912, S. 297).

Jedoch geht aus den Deduktionen des vorigen Kapitels deutlich hervor, dass, trotz der Längenzunahme (in Stadien, wo die Rythmik noch nicht eingesetzt hat), bei abnehmendem O_2-Gehalt das Tier mit einer grösseren O_2-Menge nicht in Berührung kommt, als wenn es bei O_2-Reichtum beinahe vollständig in den Schlamm gekrochen ist. Darum ist es eine heikle Sache, von einer eventuellen steigenden Bedeutung der Hautatmung zu sprechen, die sich bei sinkender O_2-Konzentration in einer Längenzunahme äussern würde. Wenn die Rythmik eingesetzt hat, kommt der Umstand hinzu, dass durch diese O_2-reicheres Wasser hinuntergepumpt wird, welches den freien Teil des Hinterkörpers umspült. Aber der Nutzen davon ist wohl minimal, da integumentale und epitheliale Blutgefässplexi entweder ganz fehlen, wie bei *Tubifex*, oder nur als Rudimente vorhanden sind (»traces», Beddard), wie bei *Limnodrilus*.

Da bietet sich eine Lösung der Frage und zwar eine Lösung, die alles auf einmal erklärt. *Betreffs O_2 befriedigt die Darmatmung den ganzen oder wenigstens den allergrössten respiratorischen Bedarf*[1], *und um diesen Mechanismus in Stand zu setzen, bei den verschiedenen O_2-Konzentrationen ausreichend zu funktionieren, muss das Tier mit der Spitze seines Hinterkörpers eine Wasserschicht von einer gewissen O_2-Konzentration, »der respiratorischen Schicht» aufsuchen und folgen. Dass das Tier der respiratorischen Schicht folgt bedeutet nur, dass die Reaktionsveränderungen nicht zur Aufgabe haben, die Respirationsorgane des Tieres in Berührung kommen zu lassen mit einer grösseren Wassermenge, sondern mit Wasser von bestimmter Beschaffenheit* oder, wie man in ähnlichen Fällen früher schlechthin, ohne dabei auf das überaus Interressante zu achten gesagt hat: Das Tier sucht »O_2-reichere» Wasserschichten auf. Der wesentliche Inhalt der respiratorischen Kurven ist in der Tat die Wanderung der respiratorischen Schicht. Die respiratorische Kurve ist also demnach in hohem Grade abhängig von äusseren, ökologischen Ursachen, wir dürfen aber deshalb natürlich die inneren physiologischen nicht ausschliessen. Zwischen diesen beiden Faktoren besteht eine stark ausgeprägte Parallelität: die Tiere sind mit andern Worten ihrem Milieu angepasst.

Bei Apnoë folgen die Tiere (s. Fig. 30) *dieser Schicht unmittelbar dadurch, dass sie ihren Hinterkörper weiter herausstrecken; in rythmischen Zustand mittelbar, und zwar dadurch, dass durch diese Rythmik Wasser von einem höheren Niveau in den Bereich des Darmatmungsapparates gepumpt wird.* Gerade in der Richtung des hinuntergepumpten Wasserstromes durch O_2-arme Wasserschichten liegt die hervorragende Bedeutung des rythmischen Apparates, während ein Wasserwechsel in horizontaler Richtung ganz sinnlos gewesen wäre. Ebenso sinnlos wäre es gewesen, wenn die pumpende Bewegung distalwärts gegangen wäre.

---

[1] CO_2 nimmt möglicherweise auch einen anderen Weg und wird durch die Hautatmung entfernt. Hier bestehen ganz andere Verhältnisse zwischen Schlamm und Wasser. Doch ist wenigstens in bezug auf die episapropelische Fauna in diesem Zusammenhang das Hauptgewicht darauf zu legen, wie sie ihren O_2-Bedarf befriedigt.

Auch die bei dem Übergang von Apnoë zum normalen rythmischen Zustand eintretenden Kompensationserscheinungen erhalten durch diese Lösung Klarheit; denn es ist mit Rücksicht auf die verschiedenen, vorher gemachten Kalkulationen ziemlich leicht zu verstehen, dass ein aus der respiratorischen Schicht durch die Tiere selbst hinunter gepumpter Wasserstrom das direkte Nachfolgen mit der Spitze des Hinterkörpers ersetzen kann. Da die Rythmik gleich von Anfang an mit einer hohen Frequenz einsetzt, muss das Tier sich ein equivalentes Stück in den Schlamm zurückziehen.

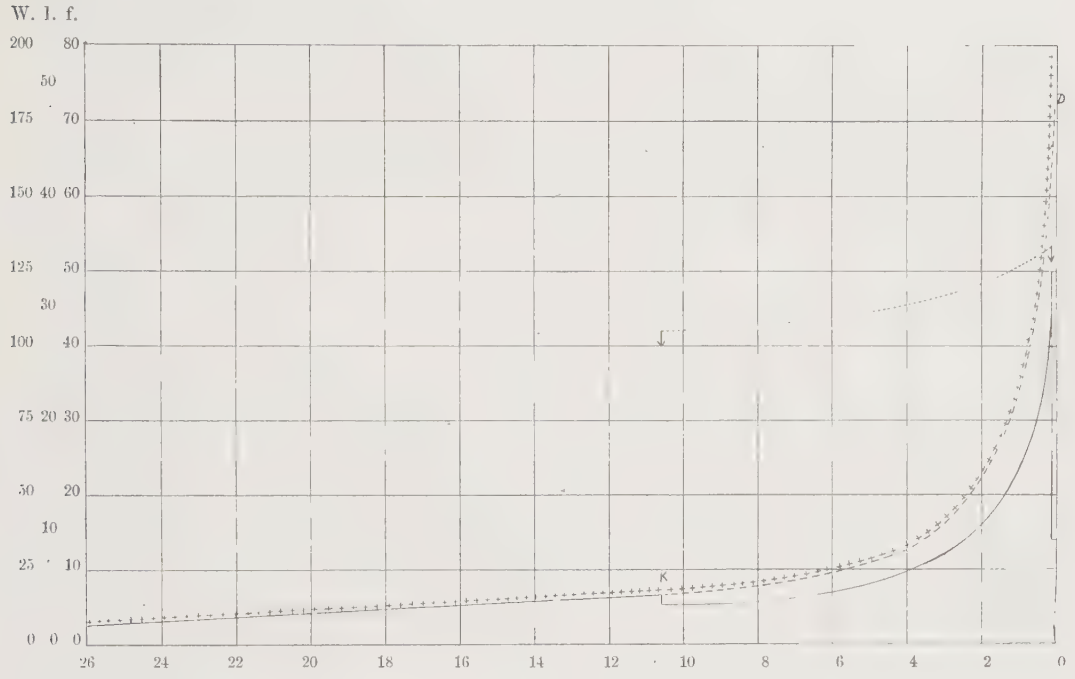

Fig. 30.

Diagramm über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf die Aufwärtsbewegung der respiratorischen Schicht. Die Abszisse = allgemeine O_2-Konzentration in cm^3 pr l.; Ordinate = Frequenz (f.), Länge des freien Hinterkörpers (l.) in mm. und relativer Wert der Wasserströmung (W). K. = kompensatorische Reaktion; D = diskontinuierlicher Abfall. Frequenzkurve = ...; Längenkurve = ————; Wasserströmungskurve = — — — — —; Kurve über die Aufwärtsbewegung der respiratorischen Schicht = + + + + +. Die Pfeile zeigen das Aufhören der Rhytmik an.

Ein interessantes Stadium in der respiratorischen Kurve ist die schnelle Steigung derselben von Eupnoë auf maximal dyspnoischen Zustand. Nun bietet es keine Schwierigkeit zu verstehen, dass diese Steigung die letzte sehr schnelle Wanderung der respiratorischen Schicht illustriert. Ein andrer Umstand, der an Klarheit gewinnt, ist das Sistieren der mit dem Eintreten von Dyspnoë (und Asphyxie) verbundenen Nahrungsaufnahme. Das Dyspnoëphänomen muss man als eine Anstrengung der Tiere ansehen, ungünstige Einflüsse zu überwinden, die sich jetzt stärker geltend machen, weil dem Tiere, dem es immer schwieriger wird O_2-reiche

Wasserschichten zu erreichen, nur eine O_2-Konzentration zur Verfügung steht, die sich stark der Minimumgrenze für die Kapazität des aktiven, respiratorischen Mechanismus nähert. Die proximalen Gebiete des Darmes, die normalerweise der Nahrungsfunktion zur Verfügung stehen, werden, wie ich glaube, in den Bereich des respiratorischen Feldes gezogen. Diese Adaption äussert sich durch eine Einstellung der Nahrungsaufnahme. Auch die »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung» bei *Tubifex* und *Lumbriculus* markiert auf eine andere Art die Schwierigkeit, die die Tiere haben die nun obwaltenden, schlechten respiratorischen Verhältnisse zu bewältigen.

Der ausserordentlich stark gebogene Verlauf der Apnoë-Eupnoë-Dyspnoëkurve erklärt sich leicht und ungezwungen durch die Kongruenz derselben mit der Kurve über die Steigung der respiratorischen Schicht während der verschiedenen allgemeinen O_2-Konzentrationen.

Eine interessante Eigentümlichkeit in der respiratorischen Kurve ist der momentane Absturz von maximaler Dyspnoë zu vollständig ausgebildeter Asphyxie, eine Reaktion, welche sich besonders in bezug auf die Länge der *Limnodrilus*-Individuen zu erkennen gibt. Diese Reaktion ist höchst bemerkenswert und machte mir während der Untersuchung viel zu schaffen, weil ich über ihre Natur volle Sicherheit erlangen wollte. Man konnte sich nämlich fragen, wieweit sich in den ökologischen Bedingungen eine Diskontinuität geltend machte, und wieweit die Tiere auf diese Diskontinuität auch mit einer Diskontinuität in der respiratorischen Kurve bei sinkender O_2-Konzentration reagierten. Diese eigentümliche Sache erhält ihre einfache und natürliche Erklärung durch die Schlussfolgerungen aus den vorigen Kalkulationen. Wir haben ja gefunden, dass der erste gebogene Teil der respiratorischen Kurve dem Verlauf der Wanderung der respiratorischen Schicht bei sinkender allgemeiner O_2-Konzentration entspricht. Nun müssen wir uns einen Punkt denken, wo die untere Grenze der respiratorischen Schicht unwillkürlich so weit entfert liegt, dass sie unerreichbar wird für das Tier, welches inseriert am Boden sitzt. Dieser Punkt bezeichnet offenbar eine qualitative Grenze, und hier haben wir eine diskontinuierliche Reaktion der Tiere zu erwarten: *es erfolgt der Absturz.* Vor diesem Punkt reagieren die Tiere auf das Vorhandensein von O_2 in dem respiratorischen Medium, bei diesem Punkt selbst dagegen reagieren sie auf das Entweichen des O_2, und hinter dem Punkt sind andere vorher unterdrückte Reizungen über die Reizschwelle getreten, die die Reaktionen der Tiere bestimmen. Dagegen hat elementarer O_2 ganz aufgehört, einen unmittelbaren Einfluss auf die Reaktionen der Tiere anszuüben, weder durch Vorhandensein, noch durch anhebendes Verschwinden. Der Absturz von maximaler Dyspnoë hinunter zu Asphyxie, bezeichnet also den Unterschied zwischen zwei Zuständen: der eine, dessen Funktion in der Apnoë-Eupnoë-Dyspnoë-kurve illustriert ist, durch *den aktiven aërob-respiratorischen Mechanismus gestempelt, wodurch die anwesende, respiratorische Mikroschichtung ausgenutzt wird, der andre dagegen durch die Funktion des passiven Mechanismus,* ausgeprägt durch eine bei *Tubifex* mit »dyspnoisch-asphyktischer Auswanderung» kombinierte Resistenz (= Notanaërobiose) gegenüber *O_2-Mangel, der ja in einer respiratorischen*

Makroschichtung besteht. Die Diskontinuität zwischen maximaler Dyspnoë und Asphyxie bezeichnet den Umschlag selbst, wobei der aërobe Mechanismus zu funktionen aufhört und statt dessen die Notanaërobiose in Funktion tritt, weil die respiratorische Mikroschichtung in eine respiratorische Makroschichtung umschlägt. Die Leichtigkeit und Selbstverständlichkeit, mit welcher diese eigentümlichen Reaktionen zu erklären sind, bilden einen starken Beweis für die Richtigkeit meiner Auslegung der ökologischen Bedeutung der respiratorischen Bewegungen und Kurven.

Bei dieser Deutung der respiratorischen Kurve nahmen wir ausser einer wandernden respiratorischen Schicht zugleich auch an, dass die Darmatmung den ganzen respiratorischen Bedarf befriedigt. Wir haben schon früher (S. 116 ff.) beiläufig diese Frage diskutiert. Anatomische Tatsachen sprachen gegen der Hautatmung, aber zu Gunsten der Darmatmung. In derselben Richtung zeigten auch physiologische und ökologische Verhältnisse: die Röhrenbauten und die engen Gänge im Schlamm, die Apnoë. Weiter haben wir beim Studium der Diffusion gesehen (S. 124), dass auch dann, wenn die apnoischen Tiere sich verlängern, es kaum wahrscheinlich ist, dass dadurch die Haut in Kontakt mit grösseren O_2-Mengen kommt. Auch der Effekt der Rythmik lässt sich von diesem Gesichtspunkt aus ungezwungen deuten; denn durch die Rythmik wird ja Wasser von einer bestimmten Beschaffenheit in den Bereich des Darmatmungsapparates, durch die O_2-armen Wasserschichten hindurch, hinuntergepumpt. Die Längenveränderungen lassen sich gleich gut deuten; denn, wie wir gesehen haben, wird dadurch der Effekt der Pumpbewegungen reguliert, die ja wieder ihrerseits der Darmatmung dient. Wir sehen, dass die Deutung der respiratorischen Kurve durch die Annahme einer exklusiven Bedeutung der Darmatmung sich ausserordentlich vereinfacht, wogegen eine Behauptung, dass die Längenveränderungen noch ausserdem zur Aufgabe haben, die Grösse des respiratorischen Feldes zu regulieren, eine neue, völlig unbewiesene und sehr komplizierte Annahme ist, da *jedenfalls* die Längenveränderungen auch die Aufgabe haben, den rythmischen Effekt zu steigern. Das geringe Kaliber der Tiere begünstigt auch nicht die Annahme einer Hautatmung. Man könnte diesen Umstand eher gegen die erwähnte Annahme ausspielen; denn das Tier lebt ja grösstenteils in der anaëroben Zone, und natürlich könnte man wohl annehmen, dass hier der durch die Hautatmung aufgenommene O_2 wieder gleich gut durch dieselbe hinausdiffundieren könnte. Nun ist aber die Hautregion, die die Befriedigung der Respiration zur Aufgabe haben sollte im Verhältnis zum ganzen Tier sehr klein. Von diesen Argumenten wird demnach die Annahme einer exklusiven Bedeutung der Darmatmung nicht getroffen, sondern im Gegenteil gestützt. Auch scheint der Darmatmungsapparat Adaptionsvermögen gegenüber einem Wechsel im O_2-Gehalt zu haben; denn anders lässt sich kaum das Sistieren der Nahrungsaufnahme deuten.

Was also nun die respiratorischen Mechanismen der *Tubificiden* anbetrifft, so sind wir hiermit zu einem Resultat gekommen, das in wesentlichen Punkten von dem abweicht, was man vorher in diesem und ähnlichen Fällen annahm, wo man die Hautatmung immer als den wesentlichsten Faktor ansah. Ökologisch gesehen

scheint aber die wellenförmige Rythmik nicht in einem so unmittelbaren Verhältnis zu den Respirationsprozessen als Ganzem zu stehen, wie es der Fall wäre[1], wenn die Hautatmung dominierte. In dem respiratorischen Mechanismus haben wir uns nun aber als zentralen Apparat statt, der Hautatmung, den bereits vorher beschriebenen Darmatmungsapparat zu denken. Der respiratorische Mechanismus ist demnach in mehreren Stufen aufgebaut, und die Längenreaktionen des Hinterkörpers und die Rythmik haben nur die Aufgabe, den Darmatmungsmechanismus in seiner Arbeit zu unterstützen.

Aber deshalb sind diese Funktionen keineswegs weniger interessant. Es ist wohl ziemlich einzig dastehend, wenigstens unter den in der Litteratur beschriebenen Fällen, dass ein Organismus die Fähigkeit hat, Schwankungen im respiratorischen Medium soz. zu regulieren durch einen reziproken Wechsel in der Länge eines schwingenden Körperteiles, wie es gerade bei der *Tubificiden* der Fall ist. Frühere beschriebene Fälle betonen vielmehr nur die Schnelligkeit der Bewegung. Wir haben ja seit langem gefunden, dass die Rythmik ihren Effekt durch den von ihr hervorgerufenen Wasserstrom ausübt, der jedoch in seiner Veränderlichkeit mehr den Veränderungen der Länge des Hinterkörpers als der Frequenz folgt. Es ist jedoch möglich, dass das Tier durch die Längenreaktion, die ja bei Eupnoë und Dyspnoë von indirekter Bedeutung ist, dadurch dass sie der Rythmik grössere Wirkung verleiht, ausserdem einen direkten Nutzen erfährt, weil die Längenreaktion dem respiratorischen Organ die respiratorische Schicht und den respiratorischen Wasserstrom entgegenführt.

Man könnte vielleicht der Meinung sein zu verneinen, dass die Phänomene, die ich als Apnoë, Eupnoë u. s. w. beschrieben habe, mit Rücksicht auf die letzten Tatsachen wirklich als solche zu bezeichnen sind. Demgegenüber bin ich aber der Meinung, dass man sich erstens immer daran erinnern muss, dass man es bei der Anwendung der erwähnten Terminologie immer nur mit analogen Funktionen zu tun hat und mit weiter nichts. Und zweitens, wollte man mir weiterhin bei den in Frage stehenden Tieren die Berechtigung zu der erwähnten Terminologie aberkennen, weil die beschriebenen Erscheinungen nicht in *genügend direktem* Verhältnis zu dem Respirationsprozess im Ganzen stehen, so könnte ich erwidern: stehen denn, im Vergleich mit den früheren Tatsachen, die Atembewegungen der Nasenlöcher des tracheotomierten Kaninchens oder des Frosches in einem genügend direkten Verhältnis zu dem Respirationsprozess im Ganzen, dass wir hier betreffs dieser Bewegungen berechtigt sind von Apnoë u. s. w. sprechen zu können oder nicht? Angesichts dessen, dass wir immer und immer derselben, unmöglich zu entscheidenden, übrigens ganz unwissenschaftlichen Fragestellung begegnen sollten, bin ich der Meinung, dass wir am besten tun, keine Ausnahmefälle unnötigerweise zu schaffen.

---

[1] Hiermit habe ich natürlich kein Urteil gefällt über den reizphysiologischen Verlauf, worauf ich in einer andern Arbeit zurückzukommen gedenke.

Ich referierte vor einiger Zeit (S. 73), dass Bohn unter den *Polychaeten* zwei Typen von respiratorischen Bewegungen gefunden hat, 1) solche, die in sinusoidalen Schwingungen bestehen und 2) solche, wo gürtelförmige Wälle das Tier entlang laufen. Würden wir die Sache näher analysieren, so finden wir, dass die Tiere in diesen beiden Fällen, ganz sicher, um die Hautatmung zu befriedigen, Wasser *den ganzen Körper* entlang durch die Röhren pumpen, in welchen sie leben. Anders liegen die Verhältnisse bei den *Tubificiden,* die in Röhren und Gängen wohnen, die sie dicht umschliessen. Hier hat die Bewegung die Aufgabe, Wasser *in den Bereich des Atmungsapparats der Hinterkörperspitze* zu pumpen. Ich stelle *die Tubificiden als dritten Typus* neben die von Bohn aufgestellten Gruppen und glaube, dass *Capitella*, wie auch aus der Gattung *Alma* die nicht kiementragenden Arten, zum selben Typus gehören. Doch können auch kiementragende Arten aus der Gattung *Alma* und aus der Familie der *Tubificiden* und *Capitelliden* dem obigen Typus sehr nahe kommen; denn es ist leicht möglich, dass die Kiemen- und Hautatmung nur accessorische Bedeutung haben.

Interessant hierin ist die Anpassung von *Lumbriculus.* Dieser Form fehlt die pumpende Wellenrythmik, nur die Schwankungen in der Hinterkörperlänge sind vorhanden. Die Längenreaktion vermag allein die Funktion zu erfüllen, die bei den *Tubificiden* durch einen viel komplizierteren Apparat befriedigt werden muss. Das deutet darauf, dass wir offenbar wohl tun, die Bedeutung des rythmischen Apparates bei den *Tubificiden* nicht zu überschätzen.

Man kann sich jedoch die Frage vorlegen, wie es möglich ist, dass eine Parallelität zwischen den Reaktionen der Tiere und der Aufwärtswanderung der respiratorischen Schicht zustande kommen kann, wenn man bedenkt, dass der Wechsel des O_2-Gehaltes am Boden unter natürlichen Bedingungen seltener nur auf Veränderungen beruht, wie die Wasseraustauschmethode zeigt, und gerade in bezug auf diese legten wir ja den Sachverhalt klar. Da will ich, wie bereits schon einmal, betonen, dass die Wanderung der Schicht aufwärts nach einer gewissen Zeit sich verlangsamt und allmählich, wenigstens in der Natur, wo man es nicht mit kleinen, abgeschlossenen Volumen zu tun hat, eine gewisse Stabilität erreichen muss. Wir haben also in der abgeleiteten Kurve über die Aufwärtswanderung der respiratorischen Schicht nicht nur die Geschwindigkeit aufwärts zu sehen, sondern auch das relative Maass für die vertikale Höhe über dem Schlamm, in welche wir unter verschiedenen, allgemeinen O_2-Konzentrationen die stabilisierte, respiratorische Schicht zu verlegen haben. Also diese Stabilitätslage unter verschiedenen Umständen, nicht die Geschwindigkeit der Aufwärtswanderung, ist hierbei von ökologischer Bedeutung. Die Stabilitätslage der respiratorischen Schicht liegt also bei hoher, allgemeiner O_2-Konzentration nahe der Schlammoberfläche, während sie bei niedriger, allgemeiner O_2-Konzentration bedeutend höhen liegt.

Wenn wir auch die Ergebnisse der Experimente nach der Methode »Altwerden des Wassers» nicht mit den natürlichen Verhältnissen ohne weiteres gleichsetzen dürfen, so will ich doch hervorheben, dass der Absturz zwischen maximaler

Dyspnoë und Asphyxie, so wie derselbe in diesen Experimenten demonstriert wurde (S. 81), ziemlich genau den Verhältnissen an Ort und Stelle gleichkommen muss. Einige Adaptionserscheinungen, wie sie in der Serie von Experimenten nach der »Wasseraustauschmethode» beschrieben wurden, dürfen nicht in Frage kommen, weil Sprünge wenigstens beim Abnehmen der O_2-Konzentration nicht möglich sein können.

Was die Deduktion und die Annahme einer respiratorischen »Mikroschichtung» und »Makroschichtung» anbetrifft, so müssen diese Verhältnisse verschieden sein, je nachdem, ob wir Teiche, Flüsse, Seen und deren verschiedene Tiefenregionen, oder ob wir verschiedene Meeresgebiete und Meerestiefen betrachten, Fragen, die noch ihrer Lösung harren. Doch können wir als allgemein gültig annehmen, dass O_2 gleich über der Schlammoberfläche immer in Schichtung vorhanden ist, entweder in »Mikroschichtung» oder in »Makroschichtung». Nur der erstere Typus bietet der episapropelischen Fauna und Flora aërobe Bedingungen; »Makroschichtung» dagegen deutet auf anaërobe Bedingungen, weil die O_2-reichen Schichten hier zu weit von der Schlammoberfläche entfernt sind. Jedoch ist es natürlich, dass die Grenzen zwischen diesen beiden Schichtungen für die verschiedenen Arten verschieden sind.

Die O_2-Konzentration der respiratorischen Schicht.

Wir haben uns viel mit dem Vorhandensein einer sogenannten respiratorischen Schicht beschäftigt. Dass es eine solche gibt, schliessen wir aus der auffallenden Kongruenz zwischen der respiratorischen Kurve der Tiere und der abgeleiteten Kurve über die Wanderung der O_2-Schichten, oder richtiger gesagt, die Wanderung der Stabilitätslage derselben unter verschiedenen allgemeinen O_2-Konzentrationen. Es wäre von grösstem Interesse die Beschaffenheit dieser Schicht kennen zu lernen. Natürlich ist jede direkte Analyse der O_2-Konzentration ganz ausgeschlossen, da an irgendeine Form von genauer Probenahme aus einer Schicht von so minimalem Querschnitt nicht zu denken ist.

Indessen kann es interessieren, über ein hierhergehöriges Experiment zu berichten. Ich hatte einen 45 cm. hohen Glaszylinder mit einer Schicht Schlamm gefüllt und darüber Wasser bis zu dem luftdicht schliessenden Deckel gegeben. Als Versuchstiere benutzte ich *Tubifex* und *Limnodrilus*. Nach einiger Zeit waren viele Tiere (mehrere hundert, jedoch nur *Tubifex*) auf die Glaswand hinaufgeklettert und hatten sich da in normaler Richtung orientiert, d. h. mit dem Vorderteil nach unten und dem rythmisch sich bewegenden, hinteren Teil nach oben. Die Tiere hatten sich in einer ziemlich engbegrenzten Zone angesammelt, und zwar befand sich die grössere Menge in einem Niveau von 10 cm. über dem Schlamm. Bei einer Probenahme an der unteren Grenze der Ansammlung fand ich eine Konzentration von 1 $cm.^3$ O_2 pr. l. Ich nahm noch anderen Proben, aber leider sind deren Werte infolge der unzulänglichen Methodik ziemlich diskutabel. Ich will in diesem Fall die O_2-Konzentration der respiratorischen Schicht, deren Wanderung

das Experiment illustriert, = 1,5 cm.³ pr. l. schätzen (jedenfalls nicht unter 1 cm.³ pr. l.). Der Umstand, dass nur *Tubifex* (bei andern Experimenten auch *Lumbriculus*) die hier beschriebene *positive Aërotaxie* zeigt, hat seinen Grund darin, dass nur diese beiden Gattungen »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung» eigen ist. Auch in der Natur spielt diese Aufwärtswanderung von *Tubifex* eine, wenn auch beschränkte Rolle; denn man findet dann und wann diese Tiere angeklammert an Gegenständen im Wasser, z. B. Zweigen, ganz sicher um den schlechten respiratorischen Verhältnissen in der Nähe der Schlammoberfläche zu entgehen.

Es gibt auch indirekte Möglichkeiten, die O_2-Konzentration wenigstens annähernd ermitteln zu können. Man kann nämlich die respiratorische Schicht der Tiere an die Wasseroberfläche verlegen; dadurch erhalten wir durch die Reaktionen der Tiere die Werte, die identisch sind mit der Reaktion der Tiere auf eine solche Schicht überhaupt. Eine Senkung der Wasseroberfläche, die sich in Kontakt mit der Atmosphäre befindet, in den Bereich des Tieres bedeutet annähernd dasselbe, wie eine verstärkte O_2-Zufuhr.

Ich beginne mit einer allgemeinen Beschreibung der Art und Weise der Tiere, auf die Wasseroberfläche zu reagieren. Asphyktische Tiere reagieren, wenn die Wasseroberfläche sich nähert, mit einer raschen, augenblicklichen, maximalen Längenreaktion von derselben Art, wie wir sie im O_2-Diffusionsexperiment gefunden haben. Wenn die Wasseroberfläche in vorliegendem Fall in die Nähe der Tiere gelangt, so führen sie das Hinterkörperende dieser entgegen und bringen sogar das distale Stück des Hinterkörpers in genauen Kontakt mit ihr in eine horizontale Lage. Der Winkel zwischen dem horizontalen und dem vertikalen Teile des Tieres war ziemlich scharf, wenn auch selten ein genau rechter. Die Rythmik stellt sich sehr schnell ein, und wenn die O_2-Diffusion sich genügend geltend zu machen anfängt[1], ziehen sich die Tiere allmählich hinunter in den Schlamm zurück, genau so, wie wir es vom O_2-Diffusionsexperiment her kennen. Befinden sich die Tiere in Dyspnoë, wenn sich die Wasseroberfläche nähert, so ist die vorhin beschriebene »Oberflächenreaktion» nicht ganz so ausgeprägt. Die Hinterkörperspitze folgt der Wasseroberfläche, je nach ihrem Sinken, ohne dass der Hinterkörper sich horizontal und in Kontakt mit ihr legt. Die Tiere zeigen also jetzt einen lange nicht so ausgeprägten O_2-Bedarf als nach vorhergehender Asphyxie. Genau wie die dyspnoischen Tiere, reagieren auch die Tiere, die vorher in normalem, rythmischen Zustand gewesen sind.

Sind die Tiere apnoisch oder in einem rythmischen Zustand, welche an Apnoë grenzt, so ist die Reaktion meistens eine andere. Die Tiere verschwinden mit einem schnellen Fluchtreflex im Schlamm, wenn sie die sich nähernde Wasseroberfläche berühren. Die Oberfläche übt in diesem Fall einen mechanischen Reiz aus. Nach einer Weile kommen die Tiere wieder hoch, jedoch ohne dann auf die Oberfläche zu reagieren, weder durch Kontaktreaktion noch durch Fluchtreflex, sondern sie bringen

[1] Natürlich ist die Rythmik in diesem Fall schwer zu studieren und geordnete Beobachtungen habe ich nicht darüber gemacht.

höchstens, je nach dem Niveau über dem Schlamm, die Spitze des Hinterkörpers in ihre Nähe.

Ich will nun einige Ergebnisse einzelner, etwas anders beschaffener Experimente berichten. Ich setzte drei normalorientierte *Limnodrilus*-Kulturen cirka 24 Std. asphyktischen Bedingungen aus. Darauf wurde das Wasser, als die asphyktischen Reaktionen bei den Tieren ganz ausgeprägt und stabil waren, bis auf ein Niveau von cirka 2 mm. über der Schlammoberfläche abgezapft. Sobald die Wasseroberfläche in ihre Nähe kam, reagierten die Tiere auf den hinein diffundierten O_2 mit maximaler Längenreaktion und legten den distalen Teil des Hinterkörpers gegen die Wasseroberfläche. Darauf folgten die Tiere dieser, je nach dem Grade, wie sie bei der Abzapfung sank, ohne die Länge des horizontalen (= distalen) Teiles des Hinterkörpers zu ändern; statt dessen ziehen sie den vertikalen (= proximalen) Teil hinunter. Sind die Tiere zu Beginn des Experimentes nur dyspnoisch, oder ist die Asphyxie nicht besonders weit gekommen, so zeigt sich dagegen, wie bereits gesagt, überhaupt keine Kontaktreaktion, sondern die Tiere folgen der Wasseroberfläche nur mit der alleräussersten Hinterkörperspitze, indem sie sich, in demselben Maasse, wie die Oberfläche sinkt, in den Schlamm hinunterziehen. Die Tiere reagieren so, wie dann, wenn Wasser mit stärkerer O_2-Konzentration zugesetzt wird. Bestimmend für die Reaktion ist das Niveau der Oberfläche, welche in diesem Fall die respiratorische Schicht repräsentiert. Was die O_2-Konzentration der Oberfläche anbetrifft, so ist sie wohl während des Abzapfens nicht besonders, wenn auch ein wenig gestiegen, da ich dabei einen »oberflächensaugenden» Heber benutzte [1]. Äusserst wichtig ist die Tatsache, dass alle diese Reaktionen Reflexbewegungen sind, sowohl das Aufsteigen zur Wasseroberfläche, wie die letzteren Erscheinungen im Zusammenhang mit der Senkung derselben.

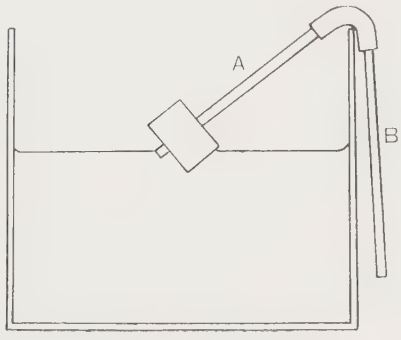

Fig. 31.

»Oberflächensaugender» Heber. Erklärung im Text.

Über die absolute O_2-Konzentration der respiratorischen Schicht kann ich nunmehr eine Reihe von Schlussfolgerungen ziehen, mit Hilfe verschiedener, weiterer Beobachtungen. Wir haben keineswegs eine Konstanz zu erwarten. Es ist im Gegenteil als Arbeitshypothese mehr wahrscheinlich, dass die Tiere unter gewissen Bedingungen die eine, unter anderen wieder eine andere Konzentration zu erreichen suchen, je nach den grösseren oder geringeren Schwierigkeiten, welche

[1] Dieser Heber ist auf folgende Weise konstruiert: die beiden Schenkel A und B (Fig. 31) sind durch einen Gummischlauch verbunden. An der Mündung des Schenkels A ist ein Kork befestigt, welcher als Flotteur dient, weshalb sich die Mündung des Hebers an der Wasseroberfläche befindet und aus dieser saugt. Natürlich wird auch hier Wasser aus der Tiefe aufgesogen, aber der Oberflächenzustrom muss doch die grösste Rolle spielen. Bei gewöhnlicher Hebereinrichtung geht die Wasserströmung nach der Tiefe, und durch die hierdurch veranlasste Zirkulation wird dass O_2-freie oder O_2-arme Wasser im Behälter bedeutend mit O_2 bereichert.

sich unter den verschiedenen Verhältnissen dem Tiere in den Weg stellen. Wir haben betreffs der O_2-Konzentration dieser Schicht mit Schwankungen zu rechnen und zwar mit einer *Optimumkonzentration* und einer *Minimum-* resp. *Maximumgrenze*. Betr. folgender Auseinandersetzungen s. Fig. 32.

Die Minimumgrenze kann man bestimmen. Dabei gehen wir am besten von der Kurve über die Lageveränderungen der auf. S. 120 erwähnten O_2-Schicht aus. Wir nehmen weiter an, dass Wasser zugegossen wird von einer Konzentration, welche

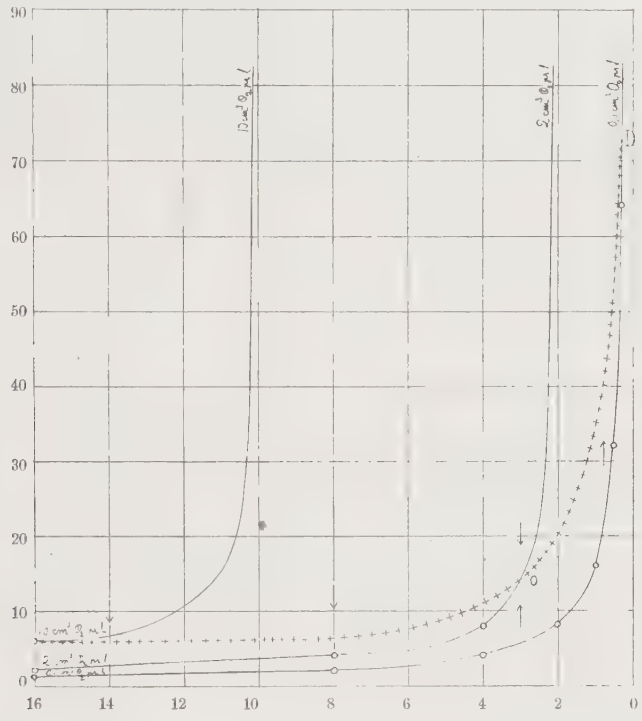

Fig. 32.

Diagramm über die Breite der respiratorischen Schicht. Abszisse = allgemeine O_2-Konzentration; Ordinate = relatives Niveau der O_2-Schichten über dem Schlamm. Das gegenseitige Verhältnis betr. der Initialniveaus der O_2-Schichten ist schätzungsweise gewählt. O = Lage des Optimums; D = diskontinuierlicher Abfall. Die nach unten gerichteten Pfeile zeigen an, dass die Tiere höhere O_2-Konzentrationen und damit höher gelegene Wasserschichten fliehen, die nach oben gerichteten dagegen dass die Tiere höhere O_2-Konzentrationen und damit höher gelegene Wasserschichten aufsuchen. Kurve über die Wanderung der respiratorischen Schicht = + + + + +. Kurven über die Lageveränderungen der verschiedenen O_2-Schichten = ————.

der O_2-Konzentration der betreffenden Schicht entspricht; diese Schicht erstreckt sich also von der Schlammoberfläche bis an die Wasseroberfläche. Ein Tier, konstruiert nach dem *Tubificiden*-Typus, das einer solchen Schicht nachgeht, muss bei dieser Konzentration eine Diskontinuität in der Reaktion zeigen, weil die untere Grenze der respiratorischen Schicht für das Tier bei diesen labilen Verhältnissen bald ausser Reichweite wandert. Die entsprechende O_2-Konzentration ist bei diesem Beginn einer Makroschichtuung beinahe der allgemeinen O_2-Konzentration, die in dem Gefäss

bei maximaler Dyspnoë vorhanden ist, gleichzusetzen. Die allgemeine O_2-Konzentration, bei welcher Dyspnoë eintritt, ist mir festzustellen gelungen; sie beträgt ungefähr 0,08 cm.^{3} O_2 pr. l. (S. 80) und die erwähnte, minimale O_2-Grenzkonzentration ist wohl nicht viel tiefer zu suchen. Der Dyspnoëschenkel der Kurve bezeichnet die immer stärker ausgeprägten, infraoptimalen Verhältnisse, wo sich das Tier mit wachsender Schwierigkeit den äusseren Veränderungen adaptiert. Wir haben mehreres gefunden, was hierauf hinweist. Schon vor dem Dyspnoëmaximum, bei einer allgemeinen Konzentration von cirka 0,4 cm.^{3} O_2 pr. l., hören die Tiere auf, Nahrung aufzunehmen, und weiter ist die anhebende Auswanderung bei *Tubifex* schon bei einer allgemeinen O_2-Konzentration von 1,1 cm.^{3} O_2 pr. l., welche annähernd als Grenze zwischen Dypnoë und Eupnoë anzusehen ist, beweisend. Auch treten der vorher erwähnte positive Aërotropismus (S. 87) und die positive Aërotaxie (S. 131) erst jetzt auf.

Betreffs Länge und Rythmik können wir uns nun genau so eine maximale O_2-Grenzkonzentration denken. Eine solche wäre wahrscheinlich da zu suchen, wo das Tier sich mittels Veränderungen in Länge und Rythmik einer noch grösseren O_2-Konzentration nicht weiter zu adaptieren vermag, um dadurch der grösseren O_2-Zufuhr zu entfliehen. (Natürlich sind damit nicht die Anwesenheit anderer Adaptionsapparate ausgeschlossen, die noch feiner die O_2-Zufuhr regulieren können). Eine Reihe von Beobachtungen zeigen, dass die O_2-Konzentration der respiratorischen Schicht sich über eine bedeutende Breite in dieser Richtung erstrecken muss. Gerade auf Grund der Art und Weise, wie die Tiere auf die Wasseroberfläche reagieren, wurde es mir möglich, hier Folgerungen zu ziehen. Ragen die Tiere infolge hoher O_2-Spannungen geringfügig aus dem Schlamm heraus, und wird die Wasseroberfläche so tief gesenkt, dass sie mit der Spitze des Hinterkörpers in Berührung kommt, so zieht sich das Tier (abgesehen von den oft eintretenden, aber bald vorübergehenden Fluchtreflexen) dessen ungeachtet nicht weiter hinunter, sondern bleibt mit einer Länge von etwa 1 bis 2 mm. und ohne Rythmik fortgesetzt in Kontakt mit der Wasseroberfläche. Wir können in diesem Fall als sicher annehmen, dass die O_2-Spannung bedeutend höher sein muss als 0,08 cm.^{3} pr. l. Unter diesen Bedingungen (Temp. + 15° C.) absorbiert nämlich das Wasser cirka 7 cm.^{3} O_2 pr. l., und die Oberschicht muss infolgedessen nach einiger Zeit diese O_2-Konzentration haben. Wenn offenbar nicht weit entfernt, so ist jedoch damit die erwähnte, maximale O_2-Konzentration noch nicht ganz völlig erreicht; denn wie wir uns erinnern, waren die Tiere bei den höchsten, allgemeinen O_2-Konzentrationen in den Wasseraustauschexperimenten nicht höher oben als < 1 mm. Der Apnoëschenkel der Kurve würde dann die supraoptimalen Verhältnisse bezeichnen, wo es dem Tier, bei steigenden, extremen Bedingungen, immer schwerer wird, sich durch entsprechende Reaktionen dem Einfluss von allzu starker O_2-Konzentration zu entziehen. Auch war von dem positiven Aërotropismus keine Spur zu entdecken. Man könnte sich auch denken, dass das Tier bei einer zu hohen O_2-Konzentration schliesslich gezwungen würde, die Schlammoberfläche ganz aufzugeben und voll-

ständig in den Schlamm zu kriechen. Eine solche Reaktion habe ich jedoch nicht konstatieren können, aber sie ist dennoch möglich, wenn auch in diesem Fall nur bei höherem Druck und reiner O_2-Atmosphäre.

In bezug auf das Optimum muss ich mich nur auf Vermutungen beschränken. Ich bin geneigt anzunehmen, dass die optimale O_2-Konzentration da zu suchen ist, wo der Mechanismus, der die respiratorischen Reaktionen bestimmt, am wenigsten angestrengt wird. Diese Lage ist keineswegs leicht zu bestimmen: mit Rücksicht auf die Längenreaktion glaube ich, dass eine Länge der Asphyxielage von *Limnodrilus* entsprechend, diese minimale Anstrengung von Seiten des aktiven, aërob-respiratorischen Mechanismus fordert, weil das Tier hierbei keiner respiratorischen Schicht folgt. Diese asphyktische Länge ist schwer zu bestimmen; denn die Tiere sind in diesem, durch Abwesenheit von O_2 charakterisierten Teil der respiratorischen Kurve unruhig, aber nach vielen Beobachtungen fand ich, dass sie für grössere Individuen cirka 6—10 mm. beträgt. Beim Projizieren dieser Länge auf den aëroben Teil der Kurve, habe ich diesen Längenzustand bei Tieren gefunden, die ausnahmsweise nicht anfingen rythmische Bewegungen auszuführen, als die allgemeine O_2-Konzentration cirka 2—3 cm.^{3} O_2 pr. l. war. Das Optimum wäre dann betreffs der respiratorischen Kurve ungefähr an das Knie des aëroben Teils zu setzen, wo im allgemeinen das herrscht, was ich normalen rythmischen Zustand oder Eupnoë genannt habe. Dieses Stadium ist durch Unregelmässigkeiten im Einsetzen der Rythmik bezeichnet, somit eine *Freiheit*, der respiratorischen Schicht direkt oder indirekt zu folgen. Ich bin nun der Meinung, dass diese grosse Freiheit der Tiere bei ihrer Wahl, direkt oder indirekt den respiratorischen Schichten zu folgen, auch die grössten Möglichkeiten in der Adaption bedingt; *das bedeutet also ein Optimum.*

Im übrigen muss die Lage der respiratorischen Schicht von dem Zustand abhängig sein, in welchem sich das Tier vorher befand. Dahin deutet die Kontaktreaktion auf die Wasseroberfläche bei verschiedenen Umständen: diese Reaktion ist immer sehr energisch nach vorhergehender, langandauernder Asphyxie, besonders wenn das O_2-freie Wasser mit anaëroben Stoffwechselprodukten in hohem Grad verunreinigt war. Darum (und auch auf Grund reizphysiologischer Studien an diesen Tieren) bin ich der Ansicht, dass diese »Oberflächenreaktion», die möglicherweise als ein — und wohl als einziges — Argument für eine Hautatmung angesehen würde, physiologisch nur als eine Vergiftung des Adaptionsmechanismus anzusehen ist, welche sich darin äussert, dass die Tiere die respiratorische Schicht höher verlegen als gewöhnlich. An einer normalen Entwicklung dieser Reaktion werden sie durch die Wasseroberfläche ganz einfach verhindert.

Damit haben wir gefunden, dass die *Tubificiden* sich innerhalb ziemlich weiter Grenzen *Veränderungen in der O_2-Konzentration der respiratorischen Schicht adaptieren* können, was ja in Übereinstimmung mit den gegebenen, ökologischen Verhältnissen steht, die eine grosse, aktive Anpassungsbreite fordern (S. 33 ff.). Man fragt sich vielleicht, in welchem Verhältnis diese Breite in der O_2-Konzentration der respiratorischen Schicht zu den, in den vorigen Kapiteln wiedergegebenen, respiratorischen

Kurven steht, die von einem ganz anderen Gesichtspunkt aus untersucht worden sind, die ja zeigten, wie die Tiere trotz der Veränderungen in der allgemeinen O_2-Konzentration *eine respiratorische Schicht von einer bestimmten O_2-Konzentration aufsuchen* und dabei mit ihren Reaktionen folgen, ein Verhältnis, das in den Kurven so klar zum Ausdruck kommt. Wir sind auf diese Weise auf die Spur von zwei ganz verschiedene, aktiven, respiratorischen Anpassungen gekommen, wovon die eine es den Tieren möglich macht, die Breite der respiratorischen Veränderungen *einzuengen* und damit den Tieren ein grosses, respiratorisches Anpassungsvermögen verleiht, die andere dagegen es den Tieren ermöglicht, die respiratorischen Medien *direkt auszunutzen*, trotz Veränderungen, die allzu gross sind, um sie einzuengen. Wir können zusammenfassend sagen, dass es klar ist, dass die inneren, adaptiven Reaktionen nicht die äusseren, ökologischen Umstände umgehen können, sondern sich statt dessen in die gegebenen Verhältnisse als eine Art Umrahmung einfügen müssen: darum demonstrieren die respiratorischen Kurven die Abhängigkeit der Reaktionen von diesen äusseren Verhältnissen so deutlich. Durch die grosse Anpassungsbreite der Tiere dagegen ist zwar die respiratorische Kurve ein wenig verschoben, der ökologische Zusammenhang aber nicht verwischt. Die *Tubificiden* sind mit Rücksicht auf den aërob-aktiven Mechanismus *euryoligoxybiontische* Organismen (Fehlmann 1917).

Andere Mechanismen im Dienste der äusseren Respiration habe ich nicht gefunden. Budge (1850) hat zwar beschrieben, dass *Tubifex* eine ziemlich grosse Anzahl von »Respirationsblasen» oder »Respirationsschlingen» besitzt. »Diese Organe bei Tubifex sind denen analog, welche man bereits bei vielen kiemenlosen Ringelwürmern angetroffen hat.» Es geht jedoch deutlich aus den Figuren in der erwähnten Abhandlung hervor, dass es die Nephridien waren, denen Budge diese Bedeutung gab. In der Zeit, als Budge seine Untersuchung veröffentlichte, war man im allgemeinen der Ansicht, dass die Nephridien der *Anneliden* diese Bedeutung hätten.

Zum Schluss will ich nun noch mit einigen Worten analoge Verhältnisse bei anderen Konstituenten in der episapropelischen Fauna erwähnen. Die Reaktionen der *Eristalis*- und *Ptychoptera*-Larven und anderer zahlreicher Wasserinsekten auf die Wasseroberfläche oder, besser gesagt, auf die Atmosphäre über dieser, können als Reaktionen auf eine respiratorische Schicht analogisiert werden. Pause (1919, S. 419, 429) hat beschrieben, wie die *Chironomiden*-Larven sich bei O_2-Mangel weiter und weiter aus ihren Röhren herausstrecken, um diese schliesslich ganz zu verlassen und sich in höhere Wasserschichten zu begeben. Indem er der Ansicht ist, dass das respiratorische Feld auf den Analanhängen und Tubuli zu finden ist, zieht er (aber nur für die Schwimmbewegungen) die Folgerung, dass diese zur Aufgabe haben das Tier in Berührung kommen zu lassen mit »sauerstoffreicherem» Wasser und nicht mit einer grösseren Wassermenge, während die Abdominalschwingungen die letztere Aufgabe haben.

Möglicherweise sind die von Bounhiol (1902) beschriebenen Asphyxiereaktionen

von *Spirographis Spallanzanii* und auch andere zweifelhafte Fälle (diese Abh., S. 73 ff.) von den in den letzten Kapiteln hervorgehobenen Gesichtspunkten aus zu betrachten.

Eine interessante Angabe finden wir in der vorher erwähnten Untersuchung von Krogh (1919), weil es sich vermutlich um Anpassungen an respiratorische Schichtung bei einem ganz anderen aktiven respiratorischen Mechanismus, dem Hämoglobin, handelt. Marine Grundfische *(Pleuronectes platessa)* haben im Gegensatz zu »high sea fishes» (er untersuchte *Gadus morrhua*) ein Hämoglobin, welches bei einer etwas niedrigeren O_2-Konzentration funktionsfähig ist. Dies will er nicht als die Folge von einem wahren O_2-Mangel erklären, sondern »it may well be that the mechanical ventilation of the gills is so much hindered in a fish lying partially buried in the bottom that it becomes essential for it to be able to utilise the oxygen down to a lower tension». Es ist offenbar, dass, wenn das Tier Wasser aus einer respiratorischen Schicht pumpt, dies dieselbe Bedeutung hat, wie das von Krogh angenommene mechanische Hindernis. Dass wir übrigens in marinen Verhältnissen im allgemeinen mit durchwegs hohen O_2-Konzentrationen und damit mit Mikroschichtung zu tun haben, zeigen die Tabellen in den Publikationen von Conseil pour l'exploration de la mer (1905—1910). Auch habe ich selbst gefunden, durch einige wenige Proben in Öresund, wo jedoch die hydrographischen Verhältnisse eigenartig sind, dass das Wasser ganz in der Nähe eines sehr zersetzungsfähigen Schlammes beinahe O_2-gesättigt ist.

Übrigens sind analoge Angaben in der Litteratur sehr selten, was sicher darauf beruht, dass das Sapropel keiner allseitigen Analyse als ökologisches Substrat unterworfen worden ist.

V. Die Einwirkung der Kohlensäure auf die respiratorischen Mechanismen.

Die respiratorischen Reaktionen der Tubificiden auf Änderungen in der CO_2-Konzentration.

Hiermit gehe ich von der Untersuchung der respiratorischen Kurve zu einer Analyse der Reaktionen der Tiere auf Veränderungen in der CO_2-Konzentration über. Man könnte sich möglicherweise denken, dass die Veränderungen der CO_2-Konzentration eine Rolle spielen könnten bei dem Entstehen der O_2-Kurve. Diese Veränderungen, welche sich gleichzeitig mit dem Sinken des O_2-Gehaltes geltend machen, beruhen teilweise auf der Methodik, und es könnte vielleicht durch dbzgl. verbesserte Anordnungen dem Übelstand bis zu einem gewissen Grade abgeholfen werden. Diese bessere Methodik sollte vielleicht darin bestehen, dass die

CO_2 ausgekocht würde. Dies ist aber praktisch schwer auszuführen und würde mehr Arbeit als Erfolg herbeiführen; denn was schlimmer ist: die mit der Zeit eintretende Zunahme an CO_2-Gehalt in den Experimenten ist gar nicht zu vermeiden; sie ist ebenso unmöglich zu umgehen, wie die O_2-Zehrung. Wir benützen im Experiment Schlamm, und ebenso wie wir gefunden haben, dass die O_2-Zehrung als eine seiner wesentlichsten, ökologischen Eigenschaften anzusehen ist, ebenso haben wir mit seiner Fähigkeit zu rechnen, CO_2 zu produzieren. Im übrigen gibt das Studium der Einwirkung von CO_2 auf die *Tubificiden* Antwort auf eine Reihe spezieller, interessanter Fragen. In dem allgemeinen Bericht über das hierhergehörige Faunagebiet haben wir berührt, dass mit der Resistenz gegen O_2-Mangel eine ausgesprochene Resistenz gegen eine Reihe von Destruktionsprodukten, darunter auch CO_2, parallel laufen muss. Ein Studium der Wirkung der CO_2 auf die *Tubificiden*, muss ausserdem von Interesse sein, weil man sie und auch besonders $H^{\cdot}$ als treibendes Agens in manchen rythmischen Mechanismen angesehen hat.

Natürlich ist es von besonderem Interesse, zu sehen, wie die Tiere auf irgendwelchen *Wechsel* in der CO_2-Konzentration reagieren, und diesen Typus von Reaktionen soll das unten angeführte Experiment näher beleuchten. Hierbei verfuhr ich auf analoge Weise, wie bei dem O_2-Experiment nach der »Wasseraustauschmethode», nur dass ich in dem vorliegenden Fall unter Beibehalten einer annähernd konstanten O_2-Konzentration (die jedoch zufolge der O_2-Zehrung sinkt), die CO_2-Konzentration steigerte. Die Forderung eines konstanten O_2-Gehalts ist bei gewöhnlichen intermediären O_2-Konzentrationen und gleichzeitig niedrigen O_2-Konzentrationen nicht schwer zu verwirklichen. Ich benutzte in diesem Experiment eine gewisse Quantität Wasserleitungswasser, dessen O_2-Konzentration sich nicht so schnell ändert, und setzte diesem eine ebenfalls bestimmte Menge gekochtes Wasser zu. Dadurch erhielt ich eine O_2-Konzentration, welche so niedrig war, dass wenn eine Erhöhung in der CO_2-Konzentration eventuell eine Senkung in der Aktivität der Tiere zur Folge haben sollte, es ohne weiteres zu konstatieren war, da nicht schon vorher eine Apnoëerscheinung, bedingt durch zu hohen O_2-Gehalt, vorhanden war. Andererseits war Spielraum genug für eine möglicherweise eintretende Erhöhung in der Aktivität der Tiere. Von der gekochten Wassermenge nahm ich jedesmal eine verschiedene, aber bestimmte Quantität, welche mit CO_2 gesättigt und danach der übrigen Wassermischung zugesetzt wurde. Darauf analysierte ich diese auf CO_2 und O_2 und das Wasser war fertig zur Verwendung beim Experiment.

Bei niedriger CO_2-Konzentration verfuhr ich bei der Analyse in der üblichen Weise (S. 17), d. h. bei der Winklerschen Analyse benutzte ich die gewöhnlichen Reagenzmengen, und bei der CO_2-Analyse nahm ich, wie gewöhnlich, 200 cm.^{3} des Wassers zur Probe. War die CO_2-Konzentration jedoch höher, so setzte ich zu der O_2-Probe die doppelte Menge Reagenz hinzu, und für die CO_2-Analyse nahm ich nur 100 cm.^{3} als Probewasser, um nicht allzuviel von der Titrierflüssigkeit zu verbrauchen; die Parallelproben stimmten jedenfalls sehr gut überein.

Schliesslich jedoch kam ich in der Experimentserie, wo ich von niedrigeren

auf höhere O_2-Konzentrationen stieg, dabei zu einem Punkt, wo sich grosse Schwierigkeiten einstellten, als es galt, ein Wasser zu erhalten mit einigermaassen konstanter O_2-Konzentration, die eine weitere Erhöhung des CO_2-Gehalts zuliess. Die Schwierigkeit lag gerade in der Kollision dieser beiden Forderungen. Ich betonte vorhin, dass ich die Wasserquantität, welche mit CO_2 gesättigt wurde, von dem abgekochten Wasser nahm. Dieses Verfahren hatte seinen Grund darin, dass ich vermeiden wollte, dass gleichzeitig mit der CO_2-Sättigung des Wassers O_2 herausgetrieben werden sollte. Durch diese Methode konnte ich die beiden Gase recht gut dosieren. Wollte ich aber sehr grosse CO_2-Konzentrationen haben, so reichte dieses Quantum gekochten Wassers für die CO_2-Sättigung nicht aus, und ich wurde gezwungen, auch einen Teil des O_2-reicheren Wassers der Mischung zu benutzen. Um aber den O_2-Verlust zu kompensieren, musste ich O_2 einführen, was wiederum CO_2-Verlust mit sich brachte. Ich hatte also mit zwei Variablen zu operieren, deren Wirkung aufeinander von entgegengesetzter Natur war. Um einigermaassen die Gasverhältnisse bestimmen zu können, war ich gezwungen, dann und wann während der Zubereitung sowohl CO_2- wie O_2-Analysen zu machen, wobei ich in bezug auf letztere aus der Farbe des Niederschlags einigermaassen auf die Beschaffenheit der O_2-Konzentration schliessen konnte. Die Prozedur war schwer, weshalb man nicht auf Variationen in der O_2-Konzentration rechnen oder viele Partialexperimente bei hohem CO_2-Gehalt verlangen darf. Bei Abschluss der Partialexperimente in der Serie machte ich wiederum CO_2- und O_2-Analyse, wonach das Wasser im Experiment vollständig abgezapft und durch neues ersetzt wurde.

Das Resultat habe ich nach genau denselben Prinzipien zusammengestellt, wie in der tabellarischen Behandlung der Werte der O_2-Experimente, teils mit »Zwischenobservationen» in Tabelle XI, teils ohne diesen und nach steigender CO_2-Konzentration in Tabelle XII. In dieser letzteren habe ich jedoch nur die Analyse und Ablesung angeführt, die das Partialexperiment abschloss, wo die Tiere Zeit genug gehabt haben sich einigermaassen den veränderten Verhältnissen adaptieren zu können (nach 24 Std.). Ausserdem habe ich mit Hilfe dieser letzteren Tabelle XII eine Reihe von Kurven (Fig. 33—36) aufgestellt, zum Teil für einzelne Tiere, zum Teil Durchschnittskurven vom M- und M′-Typus, nach denselben Prinzipien, denen ich vorher (S. 58) bei der Analyse der O_2-Experimente folgte.

Bei Untersuchung der Tabellen und Kurven finden wir, wie die Frequenz von dem normalen Wert, welchen sie bei niedriger CO_2-Konzentration hat, bei den höchsten CO_2-Konzentrationen auf 0 herabsinkt. Eine ausgeprägte und regelmässige Steigerung der Frequenz, welche die Folge einer Hyperaktivität bilden würde, kann man nicht bei der CO_2-Anreicherung spüren, obgleich die Frequenz auf und nieder zu gehen pflegt. Schliesslich bei hoher CO_2-Konzentration sinkt sie, ehe sie überhaupt ganz aufhört hat, auf Werte, welche bedeutend geringer sind als die Initialwerte, welche die Frequenz zeigt, wenn sie bei sinkender O_2-Spannung anhebt, nachdem sich die Tiere vorher in O_2-Apnoë befunden haben. Es ist demnach klar, dass CO_2 wenigstens in diesem Falle eine lähmende Wirkung auf den rythmischen

TABELLE XI.

			$^{19}/_{10}$ 1919				$^{20}/_{10}$				$^{21}/_{10}$			
Dat.														
Ewz.			1150	1335	180	315	1140	1340	85	320	1010	1340	80	305
Temp.			14,3	13,8	14,6	15	14,8	14	15	14,8	13,8	14	13,7	14,3
L.	Nr 1	l.	6	5	10	5	6	9	6	7,5	11,5	4,5	4,5	4,5
		f.	30,5	24,6	0	0	25,8	21,1	32,3	28,3	22	23,1	18,4	26,7
	Nr 2	l.	9,5	8,5	6	6	6,5	10	9	7	—	5,5	5,5	5,5
		f.	31,5	30,5	30,5	35,5	36,6	36,7	31,3	32,4	—	35,9	26,4	31,9
	Nr 3	l.	5,5	4	6	6	6,5	6	7	6,5	6	5	6,5	6,5
		f.	28,5	30,5	28,3	30,2	27,8	25,6	30,8	29,7	29,6	28,8	23,8	26,2
	Nr 4	l.	4,5	5	5	5	6	4,5	3,5	5	10,5	5	10,5	13
		f.	36,7	32,8	31,7	35,5	36,1	34,7	34,7	36,4	29	33,7	0	0
	Nr 6	l.	—	5	5,5	4,5	4,5	2,5	7	4,5	7,5	4,5	5	6
		f.	—	38,2	42,9	44,4	42,2	32,3	33,6	34,9	0	26,6	0	0
T.	Nr 5	l.	4,5	5	5,5	8,5	5,5	5	13	8,5	4,5	5	12	4,5
		f.	67,4	57,1	44,1	71,4	56,1	55	0	53,6	56,6	64,5	0	47,7
Cm.^{3} O_2 pr. l.			5,2	4,8	5,1			4,7	4,8			4,8	4,4	
Cm.^{3} CO_2 pr. l.			1,3	2,2	4,3			4,5	6,6			6,5	16,3	

(Forts.)

			$^{22}/_{10}$				$^{23}/_{10}$				$^{24}/_{10}$			
Dat.														
Ewz.			1050	1220	85	250	1150	1320	95	260	950	1250	105	235
Temp.			13,7	14,5	14,9	13,9	14,1	13,7	14,5	14,3	14	14,8	14,4	14,3
L.	Nr 1	l.	5	4	5,5	4,5	6	6	7	11	7,5	5,5	8	7
		f.	25,4	27,6	22	24,7	24,6	26,2	0	0	23,3	25	0	0
	Nr 2	l.	7	7	9	9	8,5	7	8	8,5	7,5	7	9	9
		f.	30,5	34,7	27,6	29,4	28,5	29,7	21,5	22,1	24,8	27,4	21,4	19,2
	Nr 3	l.	5,5	5,5	8	8	8	6,5	16	10,5	9	8	8,5	11,5
		f.	22,6	23,5	21,8	21,7	22,6	21,5	16,9	17,5	21,1	23,1	16,5	11,2
	Nr 4	l.	11	14	12,5	13,5	16	11	10	12,5	--	14	9,5	11,5
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	0	0
	Nr 6	l.	5	4,5	6	5,5	5	9	8	6	4	4	6	7,5
		f.	20,8	21,7	0	0	19,4	0	0	13,4	20,1	20,7	0	0
T.	Nr 5	l.	5	5	14	7	7	9	9	5	5	7,5	9	11,5
		f.	52,2	57,7	0	59,4	46,2	46,9	0	38,5	42	42,6	0	0
Cm.^{3} O_2 pr. l.				4,2	4,3			4	4,9			4,5	4,7	
Cm.^{3} CO_2 pr. l.				15,7	24,9			24,2	47,8			48,9	94,8	

Betr. Tabellerklärung s. Forts. S. 141.

(Forts.)

		Dat.	$^{25}/_{10}$				$^{26}/_{10}$				$^{27}/_{10}$		
		Ewz.	405	975	1145	125	1140	1405	15	85	285	1120	1235
		Temp.	14,8	14	14,5	14,3	13,7	13,7	15,5	14	15,4	13,5	13,8
L.	Nr 1	l.	5	6,5	6,5	7	5,5	5,5	5,5	6,5	6	7	6
		f.	20,3	18,3	18,2	14,7	16,3	13,1	0	7,9	11,6	10,2	9,7
	Nr 2	l.	17	8,5	7,5	15,5	9	7,5	15	13	10,5	13,5	13
		f.	9,8	19,9	23,1	10,3	16,6	15,2	0	0	0	0	0
	Nr 3	l.	15	11	9	16,5	17	7,5	11,5	12	14,5	13,5	8,5
		f.	0	16,3	12,3	0	8,4	11,3	0	0	0	0	9,5
	Nr 4	l.	14	12	10	12	10,5	10	10,5	12,5	13,5	11	9
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nr 6	l.	10	4	3,5	11,5	7	8	—	8,5	—	8,5	8
		f.	0	0	0	0	0	0	—	0	—	0	0
T.	Nr 5	l.	14,5	10	4,5	13,5	9	—	a.	—	—	—	5
		f.	0	36,6	39	0	0	—		—	—	—	0
		Cm.^{3} O_2 pr. l.			4,2	4,1		3,8	4,8				4,5
		Cm^3. CO_2 pr. l.			94,8	165,8		161,8	398,4				384,8

Die Werte der CO_2-Experimentserie nach der »Wasseraustauschmethode»; »Zwischenobservationen» angeführt. Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; a. = ausgewandert (das *Tubifex*-Individuum wanderte in die Kulturröhre des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 6 über). Übrige Bezeichnungen s. auch Tab. II. (S. 55).

Mechanismus ausübt. Dass CO_2 in anderen Fällen auch eine solche Wirkung hat und dabei als ein Narkotikum anzusehen ist, ist bekannt und schon vorher beschrieben. Wallengren (1914) hat gezeigt, dass *Aeschna*-Larven bei grösserer CO_2-Anhäufung schliesslich ganz unbeweglich auf dem Boden liegen bleiben infolge eintretender Lähmung, ohne sich, wie bei O_2-Dyspnoë, hinauf an die Wasseroberfläche zu begeben. Für die rythmische Darmatmung dieser Tiere hat derselbe Verfasser und schon vorher Babák und Foustka (1907) bewiesen, dass sie einem allgemeinen Abflauen unterliegt und schliesslich ganz aufhört.

Was die Wirkung der CO_2 auf die Längenreaktionen anbetrifft, so ist diese wohl von *kompensatorischer* Art. Das tritt zwar wenig ausgeprägt auf den Tabellen und Kurven hervor, aber doch so deutlich, dass wir es offenbar nicht mit einer »quantité negligéable» zu tun haben. Sie macht sich am besten für das blosse Auge bemerkbar; dass sie in den Kurven so wenig hervortritt, beruht vor allem auf der Skala, in welche sie eingezeichnet ist. Die Skala ist dieselbe, wie bei allen andren graphischen Zusammenstellungen, welche ich gemacht habe. Dass Konsequenz hierbei von Wichtigkeit ist, wird sich gleich zeigen. Doch kommen in den Längenreaktionen auf CO_2 grosse Unregelmässigkeiten vor. Zum grössten Teil beruhen sie wohl einfach auf technischen Ungenauigkeiten bei der Registrierung, da es

TABELLE XII.

		Dat.	19/10	20/10	21/10	22/10	23/10	24/10	25/10	26/10	27/10
		Ewz.	1335	1340	1340	1220	1320	1250	1145	1405	1235
		Temp.	13,8	14	14	14,5	13,7	14,8	14,5	13,7	13,8
L.	Nr 1	l.	5	9	4,5	4	6	5,5	6,5	5,5	6
		f.	24,6	21,1	23,1	27,6	26,2	25	18,2	13,1	9,7
	Nr 2	l.	8,5	10	5,5	7	7	7	7,5	7,5	13
		f.	30,5	36,7	35,9	34,7	29,7	27,4	23,1	15,2	0
	Nr 3	l.	4	6	5	5,5	6,5	8	9	7,5	8,5
		f.	30,5	25,6	28,8	23,5	21,5	23,1	12,3	11,3	9,5
	Nr 4	l.	5	4,5	5	14	11	14	10	10	9
		f.	32,8	34,7	33,7	0	0	0	0	0	0
	Nr 6	l.	5	2,5	4,5	4,5	9	4	3,5	8	8
		f.	38,2	32,3	26,6	21,7	0	20,7	0	0	0
	M	l.	5,5	6,4	4,9	7	7,9	7,7	7,3	7,7	8,9
		f.	31,3	30,1	29,6	21,5	15,5	19,2	10,7	7,9	3,8
	M'	l.	5,5	6,4	4,9	5,3	6,5	6,1	7,7	6,8	7,3
		f.	31,3	30,1	29,6	26,9	25,8	24,1	17,9	13,2	9,6
T.	Nr 5	l.	5	5	5	5	9	7,5	4,5	—	5
		f.	57,1	55	64,5	57,7	46,9	42,6	39	—	0
		Cm.³ O_2 pr. l.	4,8	4,7	4,8	4,2	4	4,5	4,2	3,8	4,5
		Cm.³ CO_2 pr. l.	2,2	4,5	6,5	15,7	24,2	48,9	94,8	161,8	384,8

Die Werte der in Tab. XI. behandelten CO_2-Experimentserie nach der »Wasseraustauschmethode»; »Zwischenobservationen» weggelassen. M u. M' s. Text; betr. Bezeichnungen s. auch Tab. II. (S. 55).

schwer ist, eine feinere Registrierungsmethode zu erreichen als die, mit dem Zirkel zu messen. Ich erwähnte, dass es von grösserem Vorteil ist, bei verschiedenen Serien graphischer Zusammenstellungen in der Abhandlung konsequent dieselbe Skala anzuwenden, als diese in den verschiedenen Fällen zu wechseln, um das besondere Aussehen der Reaktion hervorzuheben. Wenn wir die Längenreaktionen bei wechselnder O_2- und CO_2-Konzentrationen vergleichen, so sehen wir ohne weiteres, dass die Reaktion in letzterem Fall von bedeutend kleinerem Umfange ist. Wir können daraus schliessen, dass diese Reaktionen auf CO_2 ökologisch und physiologisch von ganz anderer Natur sind, zum Unterschied von den Reaktionen auf O_2-Wechsel. Ausserdem können wir bei genauer Untersuchung finden, dass die Länge anfangs ziemlich schnell steigt, sich aber dann relativ konstant verhält, trotz starker Erhöhungen in den CO_2-Konzentrationen. Daraus folgt, dass eine direkte

Parallelität nicht vorhanden ist zwischen den Längenreaktionen der Tiere und der Steigerung in der CO_2-Konzentration.

Dagegen ist es möglich, auch wenn grosse Unregelmässigkeiten vorkommen, eine Parallelität zwischen der Zunahme in der Länge und der Abnahme in der Frequenz zu spüren. Wenn die letztere rasch abzunehmen anfängt, wächst die Länge im selben Grade. Ist die Frequenz dann einmal auf 0 gesunken, so nimmt die Länge nicht mehr zu. Deshalb möchte ich aus all diesen Gründen annehmen, dass wir es hier mit einem Kompensationsphänomen zwischen Länge und Rythmik zu tun haben. Damit können wir natürlich keinen grösseren Ausschlag in der Längenreaktion erwarten als den, welcher dem Kompensationswert entspricht, den der rythmische Effekt hat, und der seinerseits durch die O_2-Konzentration des Wassers bestimmt wird. Die Reaktionen der *Tubificiden* auf CO_2 spielt sich demnach in sehr viel engerem Rahmen ab, als es der Fall ist bei den Reaktionen auf Abänderungen in der O_2-Konzentration (s. Fig. 37).

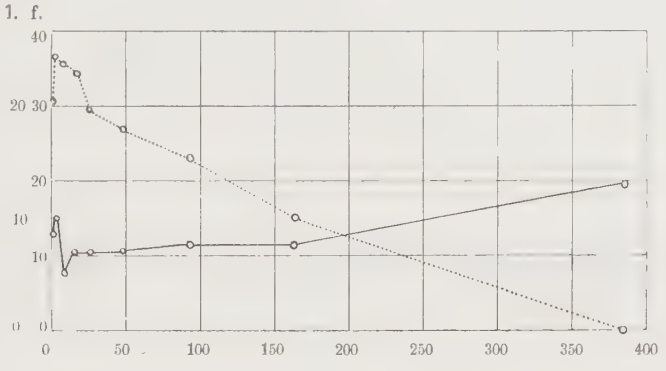

Fig. 33.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 2. auf verschiedene CO_2-Konzentrationen. Abszisse = CO_2-Menge in cm.³ pr. l.; Ordinate = Frequenz (f) und Länge des freien Hinterkörpers (l) in mm. Frequenzkurve = ...; Längenkurve = ————.

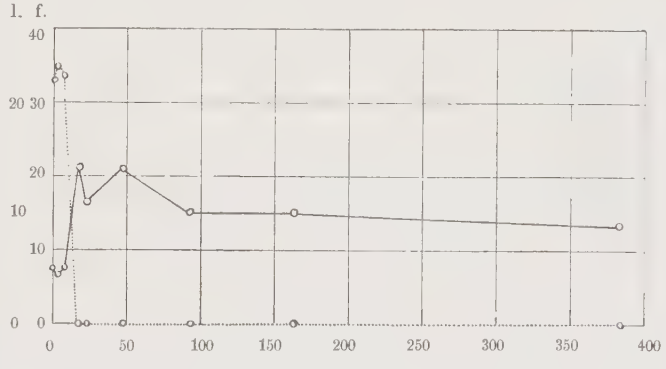

Fig. 34.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 4. auf verschiedene CO_2-Konzentrationen; betr. Figurerklärung s. Fig. 33.

Man kann jedoch von diesen Zahlen als von einer Basis für Berechnungen der Kompensationswerte des Rythmikeffekts kaum ausgehen, da die Tiere bedeutende Unregelmässigkeiten zeigen. Das einzige *Tubifex*-Exemplar, das in diesem Experiment zur Anwendung kam, zeigte sich besonders unregelmässig in seinen Reaktionen. Sowohl bei niedrigster O_2-Konzentration, wie bei höchstem CO_2-Gehalt zeigt es grosse Unruhe, welche sich in lokomotorischen Aktionen äusserte, und bei einer Konzentration von 398 cm.³ CO_2 pr. l. wanderte es aus in eine andere Kultur, wo es jedoch möglich war, es weiter zu beobachten. Bei diesem Tier war es so gut wie unmöglich, Kompensationen zwischen Länge und Rythmik zu konstatieren. Die Rythmik zeigt zwar eine deut-

lische Senkung, aber die Länge ist allzu unregelmässig, um Folgerungen in dieser Richtung zuzulassen.

Man könnte vielleicht den Einwand machen, dass gegenüber meiner Auseinandersetzung, in welcher ich annehme, dass die Rythmik die primäre Einwirkung erfährt, und dann nur mittelbar durch diese die CO_2 Veränderungen auf die Länge ausübt, man möglicherweise annehmen könnte, dass der kausale Zusammenhang umgekehrt wäre, eine Einwendung, welche schwer zu widerlegen ist. Allerdings habe ich konstatiert, dass diese lähmende Wirkung der CO_2 sich nicht nur gegenüber der respiratorischen Rythmik geltend macht, sondern überhaupt bei allen andern Bewegungen, z. B. der rein lokomotorischen Peristaltik, den orientierenden Richtungsbewegungen, und der nutritiven Pressung des Darmes. Aber mehr generell gesagt, können jedoch im Grunde genommen alle diese Reaktionen auf einer Wirkung der CO_2 auf einem tonischen Apparat beruhen, der die Längenreaktionen des Hinterkörpers regulieren könnte. Dies ändert jedenfalls im Prinzip nichts an den Beziehungen zwischen Länge und Rythmik, und deren Kompensation während der CO_2-Vergiftung.

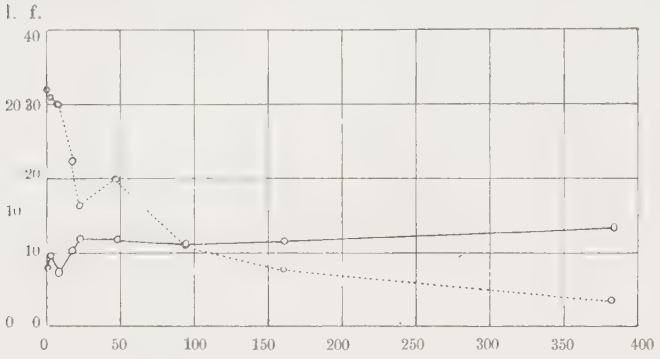

Fig. 35.

Mittelkurve (M-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene CO_2-Konzentrationen; betr. Figurerklärung s. Fig. 33.

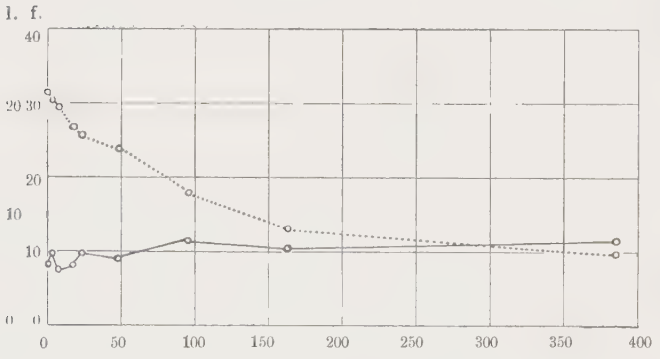

Fig. 36.

Mittelkurve (M'-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene CO_2-Konzentrationen; betr. Figurerklärung s. Fig. 33.

Ich habe gefunden, dass bei der vollentwickelten Asphyxie, welche durch O_2-Mangel hervorgerufen wird, die Nahrungsaufnahme gänzlich aufhört. Dagegen fand ich jedoch bei allerhöchster CO_2-Konzentration, gleichviel ob die Tiere in dieser Beziehung einer Einwirkung längere Zeit augesetzt waren, kein solches Sistieren der Nahrungsaufnahme. Aber, was um so schärfer hervortritt, ist die erstaunliche Langsamkeit, mit der die Detritussäule vorwärtsgeschoben wird.

In diesen hier beschriebenen verschiedenen Arten von lähmenden Einflüssen auf Grund von CO_2-Anreicherung stecken reflektorische Reaktionen. Andrerseits kann man aber auch behaupten, dass es sich hier um langsam verlaufende Zu-

standsveränderungen handelt. Wir würden in der Tat bei einer sorgfältigen Untersuchung der mit den Zwischenobservationen ausgeführten Tabelle (Tab. XI) finden, dass CO_2 in ihrer Wirkung äusserst kompliziert ist. Man sieht nämlich, wie die Rythmik immer nach dem Wasserwechsel schon bei ziemlich mittelmässiger CO_2-Konzentration auf einmal aufhört, um nach einiger Zeit wieder einzusetzen. Diese eintretende Hemmung beruht offenbar auf einer reflektorischen Wirkung der CO_2. Jedoch habe ich hierüber keine besonderen, experimentellen Analysen gemacht. Auch in diesem Fall ist die erwähnte Kompensation in der Länge zu sehen, und zwar deutlicher ausgeprägt als sonst, selbst bei dem *Tubifex*-Exemplar. Diese Hemmung der Rythmik wird mehr und mehr persistierend, je höher die CO_2-Konzentration steigt, bis die Rythmik schliesslich für immer aufhört; wenigstens tritt sie nicht nach 24 Std. ein (= die Zeit für jedes Partialexperiment), wie die Tabelle zeigt. In diesem letzteren Fall haben wir es mit wahren Zustandsveränderungen, Vergiftungen, zu tun.

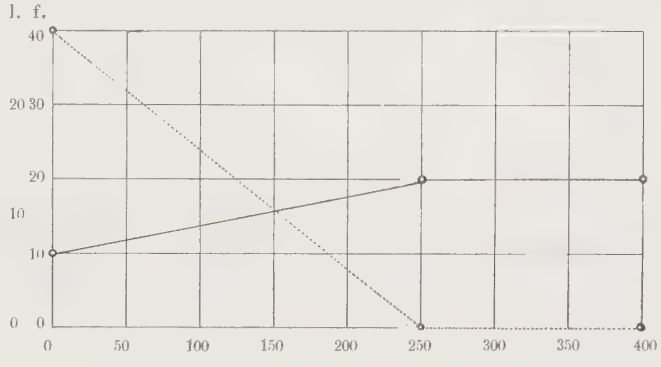

Fig. 37.

Diagramm über die Wirkung der verschied. CO_2-Konzentrationen auf die respiratorischen Reaktionen insbesondere auf das gegenseistige Verhältnis zwischen l. u. f.
Betr. Figurerklärung s. Fig. 33.

Man könnte vielleicht glauben, dass wir es hierbei mit einer Eigentümlichkeit in der Steigung der respiratorischen Schicht zu tun haben. Es wäre nämlich denkbar, dass hier eine Apnoë vorläge, die, nachdem die respiratorische Schicht genügend hoch gestiegen wäre, in normalen rythmischen Zustand überginge. Man könnte möglicherweise glauben, dass die O_2-Zehrung bei höherer CO_2-Konzentration aufhörte. Aber diese Annahme kann ich durch Resultate von direkten Experimenten widerlegen, die ich bald referieren werde. Diese zeigen, dass die O_2-Zehrung ungefähr dieselbe ist, trotz ansehnlicher Veränderungen in der CO_2-Konzentration.

Es zeigt sich, dass die Zeit für diese reflektorische Hemmung sich nicht sehr regelmässig verhält bei zunehmender CO_2-Konzentration. Das hat seinen Grund ganz einfach in der Methodik, welche in dieser Beziehung nicht ganz befriedigend ist. Um diese Seite zu studieren, müsste man die Tiere in gewöhnlichem Wasser mit konstantem O_2-Gehalt und ausserdem mit niedriger CO_2-Konzentration halten. Von diesem Wasser als Intermedium müsste man die Tiere direkt in die besonderen Partialexperimente überführen, aber nach jedem von diesen, sie sich immer wieder in dem Intermedium ausruhen lassen. Wenn möglich, muss dann eine grössere Regelmässigkeit in den genannten Erscheinungen entstehen, die man unter den vorliegenden experimentellen Bedingungen nicht erwarten kann, da ich die Tiere dabei ununterbrochen von niedrigerer auf höhere CO_2-Konzentration führte ohne

dazwischenliegende, mit normalen Bedingungen ausgerüstete Intermedien, wo sich die Tiere erholen konnten. Die Folgen müssen kompliziert werden, und bei der augenblicklichen Lage der Dinge unentwirrbare Summationserscheinungen ergeben, wenn man auch, wie gesagt, die grossen Züge unterscheiden kann. Es geht aus den Zwischenobservationen der erwähnten Tabelle hervor, dass in jedem einzelnen Partialexperiment mit der Zeit Veränderungen in den Reaktionen der Tiere stattfinden, weshalb es schwer sein möchte, eine Durchschnittskurve zu erhalten. Die M'-Kurve ist jedoch ziemlich regelmässig, und muss wohl im Gegensatz zu der M-Kurve als ein adäquater Ausdruck für die Wirkung der CO_2 angesehen werden. Auch Ringer und Phear (1894—1895) haben konstatiert, dass *Tubifex* ohne Schlamm in mit CO_2 gesättigtem Wasserleitungswasser im Anfang eine starke Lähmung zeigt, die sich am lokomotorischen Apparat geltend macht, dass aber diese Lähmung nach einiger Zeit wieder zurück geht und die Tiere wieder »perfectly active» werden. Es ist klar, dass diese Verfasser dieselbe eigentümliche Wirkung der CO_2 beobachtet haben, welche ich vorhin beschrieb. Jedoch wird, wie gesagt, das Tier, wenn die CO_2-Konzentration sehr hoch ist, allmählich träger in seinen Bewegungen, also nicht wieder »perfectly active». Diese Hemmung oder, richtiger gesagt, Vergiftung, übt noch einige Zeit ihre Wirkung aus, wenn die Tiere auch schon wieder in normale Verhältnisse gebracht worden sind. Wann diese Nachwirkung aufhört, kann ich nicht genau angeben, aber nach anderen Beobachtungen zu urteilen, reagieren die Tiere wieder normal nach einem einwöchigen Aufenthalt in normalem Medium. Jedenfalls kann dieser grosse Widerstand der Tiere den CO_2-Spannungen gegenüber Staunen erregen.

Das Resultat dieser Serie von Experimenten kann demnach dahin zusammengefasst werden: CO_2 hemmt die Rythmik reflektorisch, die aber bei nicht allzu hohen Konzentrationen nach einiger Zeit mit geschwächter Frequenz wieder eintritt, was darauf deutet, dass CO_2 ausserdem als Narkotikum wirkt. Sind die CO_2-Konzentrationen sehr hoch, so wird die Rythmik entweder für immer sistiert, oder sie hat bei ihrem Wiedereinsetzen eine äusserst niedrige Frequenz: die Lähmung ist stärker ausgeprägt. Bei dieser Wirkung auf die Rythmik zeigt sich eine entsprechende Kompensation in der Länge (zu beachten die Einwendungen, welche gemacht werden könnten). Ich sehe es als unmöglich an, dass CO_2 auf Grund dieser ihrer Wirkung als hemmender und erlähmender Faktor, gleichzeitig als treibendes Agens für den rythmischen Apparat dienen kann. Im übrigen wird diese Seite und die eventuelle Rolle der CO_2 beim Zustandekommen und bei der Gestaltung der respiratorischen Kurve durch folgende Experimente besser beleuchtet werden.

Die respiratorische Kurve der Tubificiden bei hoher CO_2-Konzentration.

Es bleiben noch eine Reihe von Fragen unbeantwortet, welche zwar durch die vorige Serie von Experimenten schon teilweise beleuchtet wurde, die aber das folgende Kapitel zu beantworten sucht. Bei Anordnung des hierhergehörigen Experi-

mentes verfuhr ich folgendermaassen. Ich benutzte 4 Kuvetten, in jeder 4 Kulturen mit je einem Tier. Nachdem die Kuvetten offen gestanden hatten, und dadurch in direkten Kontakt mit dem Kühlwasser gekommen waren, füllte ich nach einer Anzahl präliminärer Ablesungen gleichzeitig alle Kuvetten mit Wasser, welches durch gleichzeitiges Einleiten von CO_2 und O_2 so weit wie möglich mit diesen beiden Gasen gesättigt war. Von diesem Wasser nahm ich auf die gewöhnliche Weise eine Probe zur Analyse am Anfang des Experimentes. Darauf wurden die Kuvetten geschlossen und das Experiment nach der Methode »Altwerden des Wassers» angeordnet. Auch hier resultiert diese in einer O_2-Zehrung, während der CO_2-Gehalt im grossen und ganzen derselbe bleibt oder, wie in diesen Experimenten, zum Teil auf Grund der Absorption durch den Schlamm, sinkt. Jedoch ist das Defizit in den verschiedenen Kuvetten verschieden, eine Eigentümlichkeit, deren Ursache ich nicht kenne. Man kann sagen, dass das Experiment eigentlich ein O_2-Experiment bei hoher CO_2-Konzentration ist, aber es muss trotzdem erst in diesem Zusammenhang behandelt werden.

Auf Grund der Beobachtungsresultate ist Tabelle XIII. nach der vorherigen Methode aufgestellt, wobei ich jedoch zwei von den Kuvetten nicht verzeichnet habe. Diese Tabelle ist zu vergleichen mit der bereits behandelten Tab. VI. über die Experimente nach der Methode »Altwerden des Wassers» (S. 83.) Die beiden Experimente sollten sich nämlich von Anfang an komplettieren und wurden nach derselben Methode und mit denselben Tieren ausgeführt. Die brauchbaren Kulturen (in den beiden Serien wurden einige dadurch unbrauchbar, weil die Experimentstiere auswanderten) haben in den beiden Serien dieselben Nr.-Bezeichnungen beibehalten, weswegen es nicht schwer ist, Vergleiche anzustellen. Trotzdem die entsprechenden Kuvetten nicht zu ganz entsprechenden Zeitpunkten geöffnet und analysiert wurden, ist es möglich, eine Reihe von Folgerungen zu ziehen.

Eine Frage, die auf Grund des Resultates von diesem Experiment zu beantworten möglich war, ist: übt CO_2 eine Wirkung aus auf die respiratorische Kurve, und wie ist diese Wirkung? Man tut am besten, die Tiere der Kuvette A in den beiden Tabellen zu vergleichen. Man findet bei der Untersuchung, dass die CO_2-Anreicherung zur Folge hat, dass sich die Rythmik bedeutend später zeigt, und zwar, nach allem zu urteilen, bei bedeutend niedrigerer O_2-Konzentration. Diesbezüglich ist Nr. 2. in Kuvette C von besonderem Interesse. In CO_2-reichem Wasser zeigt dieses Tier nur einmal Rythmik, nämlich bei dem Dyspnoëmaximum, während es in CO_2-armem Wasser schon bei 3,2 cm.^{3} O_2 pr. l. Rythmik zeigt.

Der eigentliche Verlauf der Reaktion betreffs Länge und Rythmik zeigt im übrigen dieselbe Gestaltung unter CO_2-Anreicherung und unter normaler CO_2-Spannung. Bei der hohen CO_2-Spannung, können die geringen CO_2-Anreicherungen, welche als Folge der Zerzetsung des Schlammes auftreten, nichts bedeuten. Auch muss die CO_2-Diffusion unter diesen Umständen wenigstens im Anfang von oben nach unten in den Schlamm gerichtet sein. Aus diesen gesammelten Tatsachen können wir mit voller Sicherheit den Schlussatz ziehen, dass weder CO_2 an und für sich, noch die CO_2-

Diffusion, die respiratorische Kurve prinzipiell verändern, und dass der allgemeine Charakter der letzteren allein vom O_2 bestimmt wird. Eine Schwankung des CO_2-Gehaltes in einem O_2-Experiment kann ganz sicher die verschiedenen Momente in

TABELLE XIII.

Kuv. A.

Dat.			30/9 1919.				1/10				2/10			
Ewz.			15^{35}	17^{30}	18^{50}	3^{20}	16	19	23	28^{25}	40^{45}	43^{35}	47^{45}	52
Temp.			13,4	13,4	13,4	13	13,2	14,3	14,2	15,4	14,4	14,4	14,5	16,4
L.	Nr 1	l.	5	4,5	6,5	—	5	6	7	10	6	8	7,5	6
		f.	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nr 2	l.	5	4,5	6,5	4,5	5,5	6,5	7,5	9	12,5	10	11,5	13
		f.	20,3	0	19,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T.	Nr 3	l.	3,5	3,5	5	4	5	5	5	6,5	11	7,5	6,5	7,5
		f.	53,2	39,5	41,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Nr 4	l.	2	2,5	2	3	2,5	4,5	5	5,5	4,5	4	—	7
		f.	47,7	47,7	38,2	0	22,6	0	0	0	37,3	23,2	—	31,1
Cm.³ O_2 pr. l.			5,1*		4,9	7,1								
Cm.³ CO_2 pr. l.						206,4								

(Forts.)

Dat.			3/10				4/10				5/10			
Ewz.			64^{20}	68^{40}	71^{40}	76^{15}	88^{20}	92^{45}	96^{5}	99	111^{40}	115^{35}	118^{20}	120^{55}
Temp.			15,8	14,7	14,9	15,8	15,8	15,5	15,2	15,7	15,6	15,4	15,5	15,5
L.	Nr 1	l.	8,5	11	13	10	14,5	16	15	18,5	17,5	13	—	20
		f.	0	14	0	0	0	0	13,2	18,1	24,9	33,7	—	30
	Nr 2	l.	7	6,5	11,5	11,5	10	12,5	13	17	15,5	17	19,5	18,5
		f.	10	10,7	10,8	12,6	16,9	16,3	18,2	18,5	26,3	31,9	28,6	27,5
T.	Nr 3	l.	5	9	4	12,5	6	6	a.	—	—	—	—	—
		f.	35,1	32,1	48	0	38	42,9		—	—	—	—	—
	Nr 4	l.	7	5	4,5	10	5	5	8,5	8,5	8	10	15,5	15,5
		f.	31,1	49,2	36,4	32,3	39,2	45,5	43,8	38,5	48,8	49,6	45,8	50
Cm.³ O_2 pr. l.														0,6
Cm.³ CO_2 pr. l.														156,3

Betr. Tabellerklärung s. Forts. S. 149.

demselben durch die verspätete Rythmik verschieben. Darum ist es möglich, dass es, wenigstens manchmal, auf Komplikationen in dieser Hinsicht beruht, wenn die Frequenz- und Längenmaxima nicht immer zusammenfallen.

Eine andere Frage berührt die rythmische Eigenschaft der Bewegungen und ihre Abhängigkeit von der CO_2-Spannung. Man ist in manchen Fällen zu der An-

sicht gekommen, dass die CO_2 die besondere Aufgabe hat, die Rythmik der Atembewegungen der Säugetiere zu treiben, eine Ansicht, welche von Winterstein (1911 a, 1911 b) ernstlich angegriffen wurde. Mit Rücksicht auf unser Objekt finden wir, dass die Rythmik in ihrer Wirksamkeit retardiert wird durch Hemmungen und Er-

TABELLE XIII. Forts.

Kuv. C.

Dat.			$^{30}/_{9}$ 1919.				$^{1}/_{10}$				$^{2}/_{10}$				$^{3}/_{10}$			
Ewz.			15^{35}	17^{30}	18^{50}	3^{20}	16	19	23	28^{25}	40^{45}	43^{35}	47^{45}	52	64^{20}	68^{40}	71^{40}	76^{15}
Temp.			13,4	13,4	13,4	13	13,2	14,3	14,2	15,4	14,4	14,4	14,5	16,4	15,8	14,7	14,9	15,8
L.	Nr 1	l.	4,5	4,5	4	6	4,5	6,5	8,5	8,5	7	8	8,5	10	6	9	—	13
		f.	22	22,3	26,9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0
	Nr 2	l.	5,5	4,5	3,5	4	6	5,5	3,5	5	5	4,5	4	5	7,5	12	9	11
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T.	Nr 3	l.	4,5	5,5	3,5	4	—	4	4	3	5,5	5	4	5,5	6,5	2,5	4	9
		f	0	0	0	0	–	0	0	0	0	0	0	0	0	25	30,3	0
Cm.³ O_2 pr. l.			5,1*		4,9	7,1												
Cm.³ CO_2 pr. l.						206,4												

(Forts.)

Dat.			$^{4}/_{10}$				$^{5}/_{10}$					$^{6}/_{10}$		
Ewz.			88^{20}	92^{45}	96^{5}	99	111^{40}	115^{35}	118^{20}	120^{55}	122^{50}	136^{20}	139^{35}	141^{25}
Temp.			15,8	15,5	15,2	15,7	15,6	15,4	15,5	15,5	15,5	15	15	15,2
L.	Nr 1	l.	12,5	8	13,5	15	8	16,5	19	21,5	25	u.	6	15
		f.	12,9	14,7	0	—	18,4	18	23,2	22,4	26,3		0	0
	Nr 2	l.	12,5	10	12,5	13	22,5	18	24,5	24,5	16,5 u	5,5	4	—
		f.	0	0	0	0	0	0	16,5	0	0	0	0	—
T.	Nr 3	l.	9,5	10	11	14,5	14	14	21	26	21,5	—	—	—
		f.	0	0	27	46,9	34,7	56,6	54,5	44,4	48,8	—	—	—
Cm.³ O_2 pr. l.														0,06
Cm.³ CO_2 pr. l.														175,9

Die Werte der CO_2-Experimentserie nach der Methode »Altwerden des Wassers». * Probenahme zu Beginn der Serie am 29. X. 1919, 8^{h} nachm. Ewz. = Einwirkungszeit in Stunden und Minuten; betr. Bezeichnungen s. auch. Tab. II. (S. 55).

lahmungen infolge der CO_2-Akkumulation. Ausserdem können wir wohl mit Recht annehmen, dass die CO_2-Spannung innerhalb und ausserhalb des Tieres im ganzen dieselbe ist; da muss eine CO_2-Anreicherung in dem Tier, bewirkt durch die Arbeit der Zellen, unendlich wenig bedeuten im Verhältnis zu dem Ganzen. Wir werden in vorliegendem Fall einfach gezwungen, der CO_2 jede Rolle in der angedeuteten

Richtung abzusprechen. Aber andererseite finden wir, wie schon gesagt, dass durch den abnehmenden O_2-Gehalt die Rythmik in Gang gesetzt wird. Es ist also damit klar, dass wir in diesem letzten Umstand mittelbar oder unmittelbar das physiologische Agens zu suchen haben, welche diese treibt.

VI. Die Einwirkung der Temperatur auf die respiratorischen Mechanismen.

Die Reaktionen der Tubificiden auf Temperaturwechsel.

Ein andrer bei den Laborationen zu berücksichtigender Faktor ist natürlich die Temperatur. Ihre Einwirkung habe ich in dem vorher referierten Experiment so weit wie möglich zu eliminieren gesucht, durch Einrichtung einer Wasserspülung, welche die Temperatur ziemlich konstant erhält. Aber manchmal waren die Temperaturvariationen schwer zu vermeiden, besonders beim Wasserwechsel und in den kälteren Jahreszeiten, wenn das Laboratorium geheizt wurde. Da machte sich der Wechsel in der Zimmertemperatur und, in noch höherem Grade, in der Temperatur des Wasserleitungswassers, welches zur Kühlung benutzt wurde, bemerkbar. Die Wasserleitung lief im Erdgeschoss in der Wand, und die Wirkung der Heizung kann man sich leicht vorstellen. Unter diesen Umständen konnte die Temperatur sogar zwischen + 10° C. — + 20° C. schwanken. Jedoch hat sie in den Experimenten, welche bisher referiert wurden, höchstens nur um ein paar Grad geschwankt. Jedenfalls war es aus diesem Anlass wünschenswert, die Wirkung der Temperatur kennen zu lernen, welche schon an und für sich interessant zu untersuchen ist.

Ich benutzte in dem Experiment 5 Kulturen mit je einem *Limnodrilus*-Exemplar. Sie wurden erst einige Tage in Wasser von bestimmter O_2- und CO_2-Konzentration gehalten. Das Gefäss, das 4 l. umfasste, war etwa 5 cm. breit, 20 cm. lang und 40 cm. hoch. Die Temperatur suchte ich während dieses präliminären Stadiums so konstant wie möglich zu halten. Nachdem die Tiere einige Zeit diesen Bedingungen ausgesetzt waren, und ich mich durch mehrere übereinstimmende Observationen davon überzeugt hatte, dass die Tiere sich den neuen Verhältnissen angepasst hatten, unterbrach ich mit Analyse und vollständigem Wasserwechsel, wobei ich Wasser von derselben Qualität, d. h. von derselben O_2- und CO_2-Konzentration, zugoss. Darauf begann ich unmittelbar mit dem eigentlichen Experiment, indem ich erst die Temperatur successiv auf ein Minimum senkte, worauf ich dann von diesem Minimum aus allmählich hinaufging bis zu den höchsten Temperaturen, welche im Experiment vorkommen. Diese Steigerung von Minimum- zur Maximumtemperatur bezeichnet das eigentliche Experiment, und diesen Teil habe ich deshalb besonderen Analysen unterworfen durch Berechnungen, und darauf begründete, graphische Zusammenstellungen. Die Temperatursenkung (bis zu + 3,9° C.) erreichte

ich durch Zusatz von Eis und Kochsalz in das Wasser des Aussengefässes, wobei natürlich keine Wasserspülung in Gang war. Die Temperaturerhöhung erreichte ich dadurch, dass ich das Eis aus dem Kühlwasser nahm. Schliesslich wurde dieses Kühlwasser durch eine Wasserspülung aus der Wasserleitung ersetzt. Dann wurde Wasserspülung vollständig eliminiert, wodurch das Wasser im Experimentgefäss selbst allmählich Zimmertemperatur annahm. Ganz zum Schluss setzte ich das Experimentgefäss in einen mit elektrischen Lampen geheizten Thermostaten. Gegen die Wirkung des Lichtes wurden die Tiere hier durch einen Holzschirm zwischen Experimentgefäss und Lampen geschützt. Bei + 31° C. verschwanden die Tiere ganz, indem sie in den Schlamm krochen. Da sie nicht wieder an die Schlammoberfläche stiegen, wurde das Experiment durch Wasseranalyse abgeschlossen.

Die tabellarische und graphische Behandlung geschah nach demselben Prinzip, wie bei den O_2-Experimenten. Ich habe deshalb in der zugehörigen Tabelle XIV. auch u. a. Durchschnittswerte vom M- und M′-Typus aufgestellt. Ferner habe ich ausser dieser Tabelle XIV., die sich auf Länge und Rythmik bezieht, noch eine besondere Tabelle aufgestellt (Tab. XV.), in welcher ich Berechnungen über die Wasserströmung gemacht habe. Über alle diese Werte sind auch graphischen Darstellungen (Fig. 38—41) gemacht worden. Mit Hilfe der Werte der Veränderungen in Frequenz und Wasserströmung bei verschiedenen Temperaturen habe ich Tabelle XVI. zusammengestellt, wo ich die Temperaturquotienten dieser zwei verschiedenen Funktionen berechnet habe. Bei dieser Berechnung habe ich folgende Formel angewandt (Snyder 1906; 1913, S. 270; Kanitz 1915, S. 13):

$$Q_{10} = \left(\frac{k_2}{k_1}\right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}$$

Q_{10} = Temperaturquotient für eine Reaktion bei einer Veränderung der Temperatur auf 10° C.

k = Konstanten, welche im vorliegenden Fall von den Primärwerten gebildet werden, wobei k_1 die Konstante für die niedrigere Temperatur, und k_2 für die höhere ist.

t = die Temperatur; t_1 bezeichnet die niedrigere, t_2 die höhere.

Was ohne weiteres aus allen diesen verschiedenen Beobachtungen hervorgeht, ist die grosse Wirkung, die die Temperatur ausübt. In bezug auf die Länge muss ich mich in der Hauptsache jedoch negativ ausdrücken; nämlich nach Tabellen und Kurven zu urteilen, übt die Temperatur keinen bemerkenswerten, direkten Einfluss aus. In der Längenveränderungskurve ist jedoch eine kleine, jedoch scharf ausgeprägte Steigung zu erkennen, welche ihre höchste Höhe bei + 17° C. erreicht, um von hier aus schnell auf das gewöhnliche Maass bei + 20° C. zurückzufallen. Diese Erscheinung hängt jedoch nur indirekt mit der Temperatur zusammen. In dem ersten Teil des Experimentes, solange ich die Kühleinrichtung in der einen oder andren Form benutzte, stagnierte das Wasser in dem untern Teil des Gefässes, weil dieser am stärksten abgekühlt wurde, was zur Folge hatte, dass die O_2-Zehrung

TABELLE XIV.

Dat.			$^{13}/_{11}$ 1919									$^{14}/_{11}$							
Stde			6^{20} N.	6^{55}	7^{10}	7^{45}	8	9^{7}	10	10^{35}	12^{30} V.	1^{20}	2^{30}	3^{30}	4^{40}	5^{35}	6^{40}	7^{30}	8
Temp.			13,2	7,5	5	4,3	3,9	4,4	6	8	12,5	14	17	20	23,8	26	29	30,5	31
L.	Nr 1	l.	—	—	—	10,5	7,5	7	6	7,5	15	6,5	7,5	6	7	8	9,5	—	—
		f.	—	—	—	0	0	0	0	0	0	20,2	24,8	36,7	44,4	50,4	63,8	—	—
	Nr 2	l.	12	6	8	4	5	6	6,5	9	9	7	8	7	8	7,5	6,5	8	6
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18,3	25,8	30,8	42,6	44,4	61,2	67,4	r.
	Nr 3	l.	6,5	6	4,5	4,5	4,5	6	10,5	8	8	8	11	8	6,5	6,5	6,5	—	—
		f.	0	0	0	0	0	0	0	0	21	29,6	31,5	41,1	57,7	61,9	71,4	—	—
	Nr 4	l.	6,5	4	8,5	—	—	—	4,5	4,5	4	8	9	6,5	6,5	7	6	6,5	—
		f.	29,4	0	0	—	—	—	14,3	16,6	31,1	45	65,9	75,9	95,2	103,4	120	139,5	—
	Nr 5	l.	4,5	4	3,5	5	4,5	4	—	—	—	10	11,5	7	5	5,5	8,5	5,5	—
		f.	27,8	22,9	16,7	13,7	13	13,8	—	—	—	29,4	33	38,2	48	59,4	89,6	73,2	—
	M	l.	7,4	5	6,1	6	5,4	5,8	6,9	7,3	9	7,9	9,4	6,9	6,7	6,9	7,4	6,7	6
		f.	14,3	5,7	4,2	3,4	3,3	3,5	3,6	4,2	13	28,5	36,2	44,5	57,6	63,9	81,2	93,4	r.
	M′	l.	5,5	4	3,5	5	4,5	4	4,5	4,5	6	7,9	9,4	6,9	6,7	6,9	7,4	6,7	6
		f.	28,6	22,9	16,7	13,7	13	13,8	14,3	16,6	26,1	28,5	36,2	44,5	57,6	63,9	81,2	93,4	r.
Cm.³ O_2 pr. l.			3,7																3,4
Cm.³ CO_2 pr. l.			1,1																1,5

Die Werte des Temperaturexperiments. Stde = nähere Stundenangabe; r. = etwaiges Vorhandensein rhytmisch-respiratorischer Bewegung, die jedoch nicht näher registriert wurde; denn das Tier kroch in den Schlamm hinunter; betr. M u. M′ s. Text (S. 58); die dicke vertikale Linie in der Mitte der Tabelle bezeichnet, dass nun die eigentliche Experimentserie mit allmählich steigender Temperatur nach vorherigem Sinken derselben beginnt; betr. Bezeichnungen s. auch Tab. II (S. 55).

TABELLE XV.

Dat.		13/11 1919					14/11							
	Stde	8 N.	9^{7}	10	10^{35}	12^{30} V.	1^{20}	2^{30}	3^{30}	4^{40}	5^{35}	6^{40}	7^{30}	8
	Temp.	3,9	4,4	6	8	12,5	14	17	20	23,8	26	29	30,5	31
	Nr 1	—	—	—	—	—	13	19	22	31	40	61	—	—
	Nr 2	—	—	—	—	—	13	21	22	34	33	40	54	—
L.	Nr 3	—	—	—	—	17	24	35	33	38	40	46	—	—
	Nr 4	—	—	6	7	12	36	59	49	62	72	72	91	—
	Nr 5	6	6	—	—	—	29	38	27	24	33	76	40	—
	M	6	6	6	7	15	23	34	31	38	44	59	62	—
Cm.³ O_2 pr. l.		3,7*												3,4
Cm.³ CO_2 pr. l.		1,1*												1,5

Die Werte der »Wasserströmung» (nach der Formel $RE = k.\ l.\ f.$ berechnet. Um die Werte übersichtlicher zu machen, sind sie durch 10 dividiert. Bezeichnungen wie in den vorigen Tabellen.
* Probenahme zu Beginn der Serie am selben Tag 6^{20h} nachm.

TABELLE XVI.

M'-Frequenz				M-Wasserströmung			
t°C	k	Q_{10}	MQ_{10}	k	Q_{10}	MQ_{10}	t°C
+ 3,9	13			6			+ 3,9
+ 4,4	13,8	2,25		6	2,90		+ 4,4
+ 6	14,3			6			+ 6
+ 8	16,6			7			+ 8
+ 12,5	26,1			15			+ 12,5
+ 14	28,5	2,04	2,10	23	2,63	2,41	+ 14
+ 17	36,2			34			+ 17
+ 20	44,5			31			+ 20
+ 23,8	57,6	1,83		38	1,79		+ 23,8
+ 26	63,9			44			+ 26
+ 29	81,2	2,32		59	2,14		+ 29
+ 30,5	93,4			62			+ 30,5

Die Temperaturquotienten der M'-Werte der Rythmik und der Wasserströmungswerte. MQ_{10} = Mitteltemperaturquotient; betr. Bezeichnungen s. auch Formel im Text.

in dem engen Gefäss sich schneller bemerkbar machte. Bei Erwärmung in dem Thermostaten, mussten sich starke, komplizierte Ausgleichströmungen zwischen der wärmeren Wand und dem kühlen Innern des Gefässes geltend machen, die dazu beitrugen, die Wirkung der Stagnation aufzuheben.

Der Temperatureinfluss auf die Frequenz der Wellenbewegungen des Hinterkörpers ist ausserordentlich scharf ausgeprägt. Hierbei zeigen die einzelnen Tiere gewisse

Perturbationen, weshalb es nicht leicht ist, aus diesen oder aus der M-Kurve zu ersehen, wie im einzelnen die Reaktion verläuft. Aber das zeigt die M′-Kurve um soviel deutlicher. Der hier projizierte, äusserst gleichmässige Verlauf der Frequenzkurve bürgt dafür, dass das Prinzip, nach dem sie aufgestellt wurde, richtig ist.

Auf dasselbe deuten auch die mit Hilfe der M′-Werte der Tabelle XIV für die Frequenz berechneten Temperaturquotienten in Tabelle XVI. Hier sehen wir, dass diese Grösse, für Temperaturerhöhungen in den verschiedenen Teilen der Kurve, tatsächlich relativ konstant ist; jedenfalls wechselt sie nicht mehr, als man

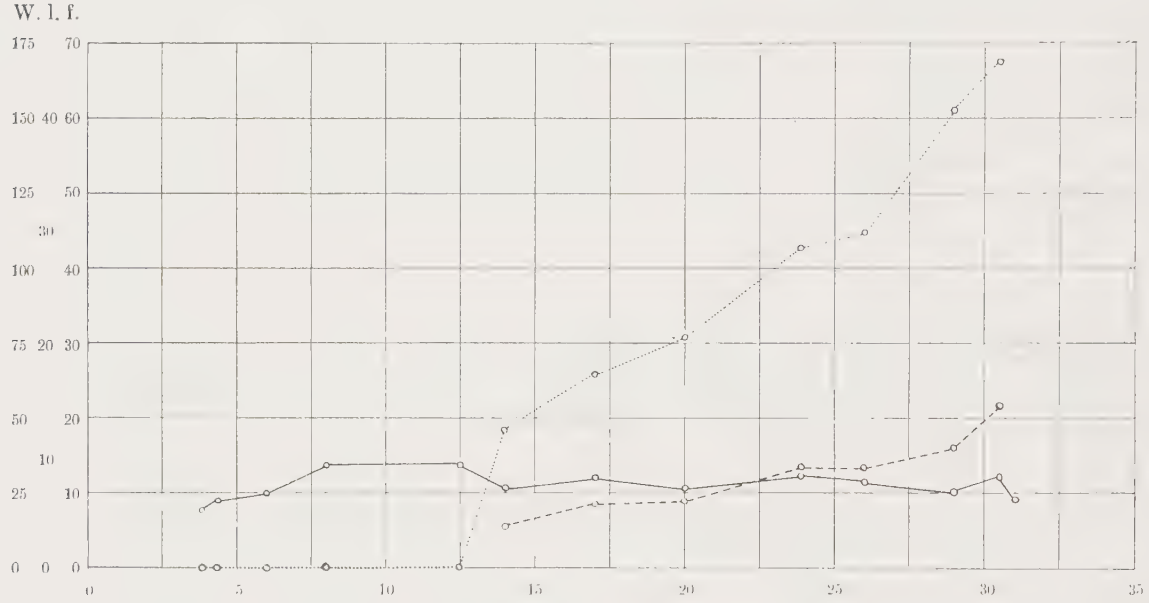

Fig. 38.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 2. auf verschiedene Temperaturen. Abszisse = Temperatur in + °C.; Ordinate = Frequenz (f.), Länge des freien Hinterkörpers (l.) in mm. und relativer Wert der Wasserströmuug (W). Frequenzkurve = ...; Längenkurve = ————; Wasserströmungskurve = — — — — —.

es in solchen Fällen zu finden gewohnt ist. Die Konstanz dieses Wertes beweist, dass die Kurve eine gebogene Linie, eine Exponentialkurve mit anderen Worten, darstellen muss, da sonst, wenn sie eine gerade Linie bilden würde, der Temperaturquotient bei steigender Temperatur succesiv sinken muss. »Was die Grösse des Temperatureinflusses betrifft, so hat sich die bemerkenswerte Tatsache herausgestellt, dass die Geschwindigkeit der meisten chemischen Reaktionen bei gewöhnlicher Temperatur, durch eine zehngradige Temperaturerhöhung ungefähr verdoppelt bis verdreifacht wird» (Kanitz l. c. S. 8). Wie aus der ersten Rubrik in Tab. XVI. zu ersehen ist, unterliegt die Frequenz der undulierenden Rythmik der *Tubificiden*, gemäss der eben angeführten RGT-Regel (»*Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel*») ebenfalls einer solchen Verdoppelung, da der Durchschnittsquotient = 2,1 ist. Zugleich ist darauf aufmerksam zu machen, dass bei den tiefsten Temperaturen die Frequenz

auf so niedrige Werte sinkt, wie sie durch Wechsel im O_2-Gehalt niemals zu bekommen waren. Auch übertreffen die Werte bei den höchsten Temperaturen bei weitem diejenigen, welche wir bei O_2-Wechsel meistens erhalten haben, und dies

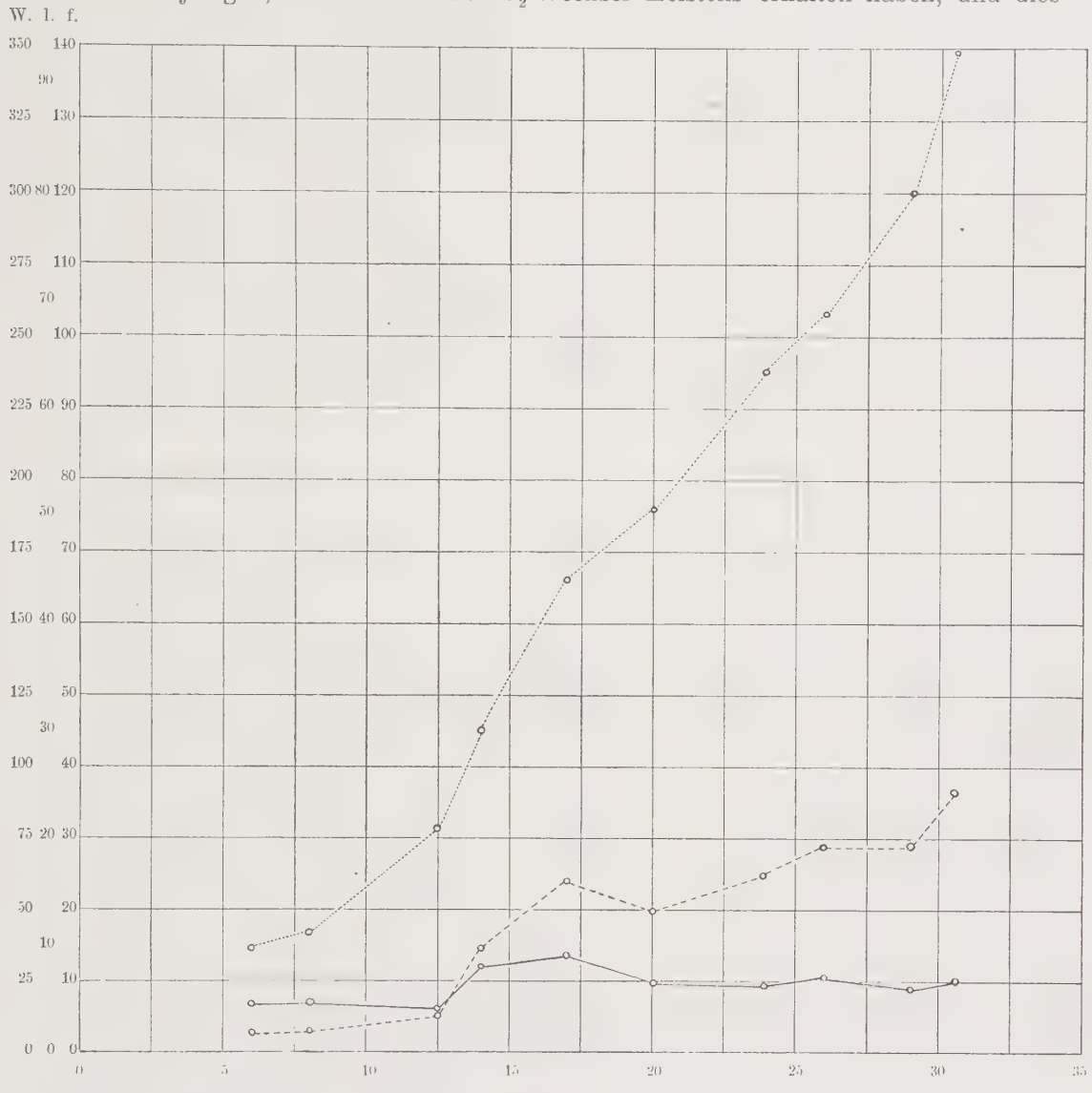

Fig. 39.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 4 auf verschiedene Temperaturen; betr. Figurerklärung s. Fig. 38.

letztere Ergebnis ist umso auffälliger, wenn wir daran denken, dass diese bei dem Temperaturexperiment ermittelten Werte für *Limnodrilus* gültig sind. Alle diese Umstände, und dazu noch die Tatsache, dass die Länge keine Beeinflussung erfährt, sprechen dafür, dass die Temperatureinwirkung etwas spezifisches ist und nicht etwa ein vergrössertes O_2-Bedürfnis bedeutet.

Wie bei den O_2-Experimenten, habe ich auch hier, nach denselben Prinzipien, Kalkulationen und graphische Darstellungen über den Effekt der Rythmik gemacht. Wir werden sofort bei der Untersuchung finden, dass der Effekt der Rythmik mit steigender Temperatur steigt. Wenn man nur nach den Kurven urteilte, könnte man vielleicht annehmen, dass der Wert der Wasserströmung äusserst langsam steigt, was tatsächlich aber nicht der Fall ist; denn diese Auffassung wäre einfach zurückzuführen auf die Skala und das Niveau, in welche das Ganze projiziert

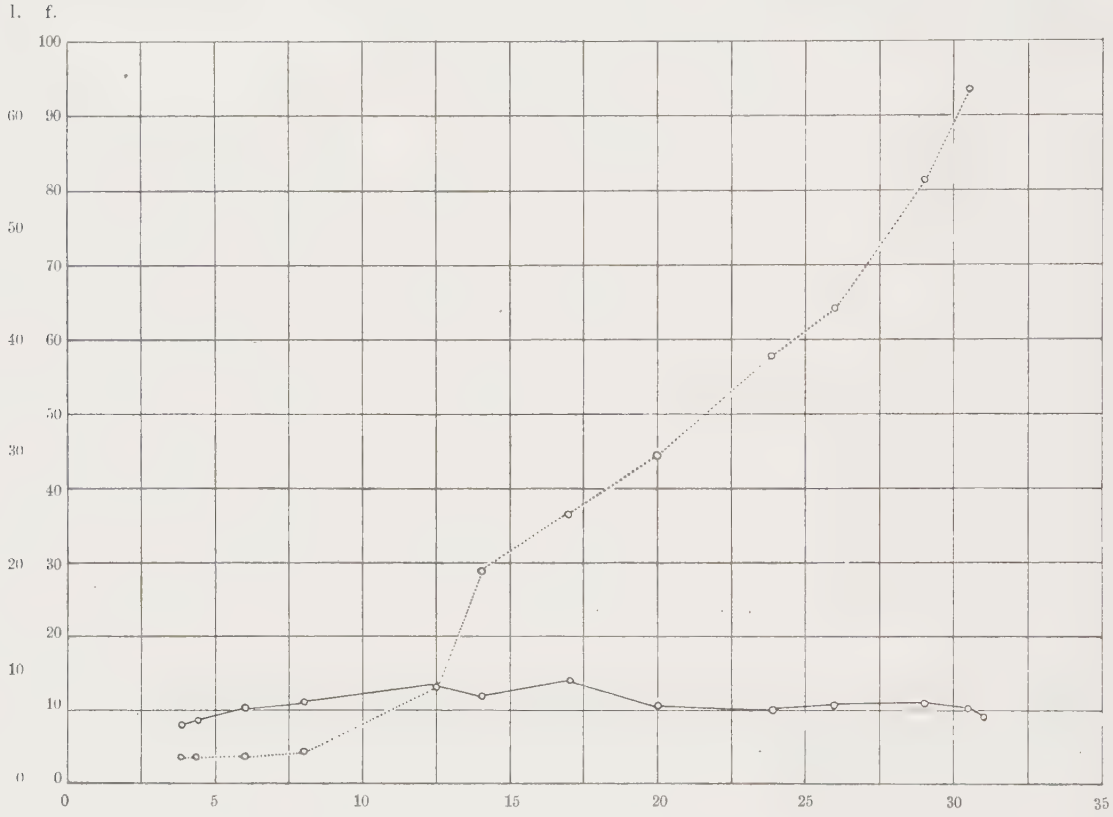

Fig. 40.

Mittelkurve (M-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene Temperaturen; betr. Figurerklärung s. Fig. 38.

ist. Ich habe hier nämlich dasselbe Maass angewandt, wie bei der Projizierung der Werte bei den O_2-Experimenten. Ein ganz objektives Maass für den Sachverhalt haben wir gerade in dem Temperaturquotienten. Und dieser ist grösser für die Wasserströmung (= 2,41). Im übrigen sind die Unterschiede zwischen den Quotienten innerhalb derselben Funktion, besonders betreffs der Rythmik, nicht besonders gross, und an und für sich könnte man grössere Schwankungen erwarten. Kommen aber Störungen äusserer Art hinzu, so sehen wir, wie der Wert des Quotienten sofort verschoben wird. Länge und Frequenz der einzelnen Tiere sind sonst keineswegs von regelmässigem Charakter gewesen, aber das Ganze summiert sich jeden-

falls zusammen zu diesen ganz guten und unter einander übereinstimmenden Werten. Ausserdem kann es von Interesse sein, zu konstatieren, dass die Temperaturkoeffizienten in der Serie nicht besonders steigen bei höheren Temperaturen. Man könnte annehmen, dass die Steigung, welche die Kurven zum Schluss zeigen, auf einer mit der Zeit wirksamen O_2-Zehrung beruhen könnte. Aber gerade diese relative Gleichmässigkeit deutet darauf hin, dass sich kein fremder Einfluss geltend machte.

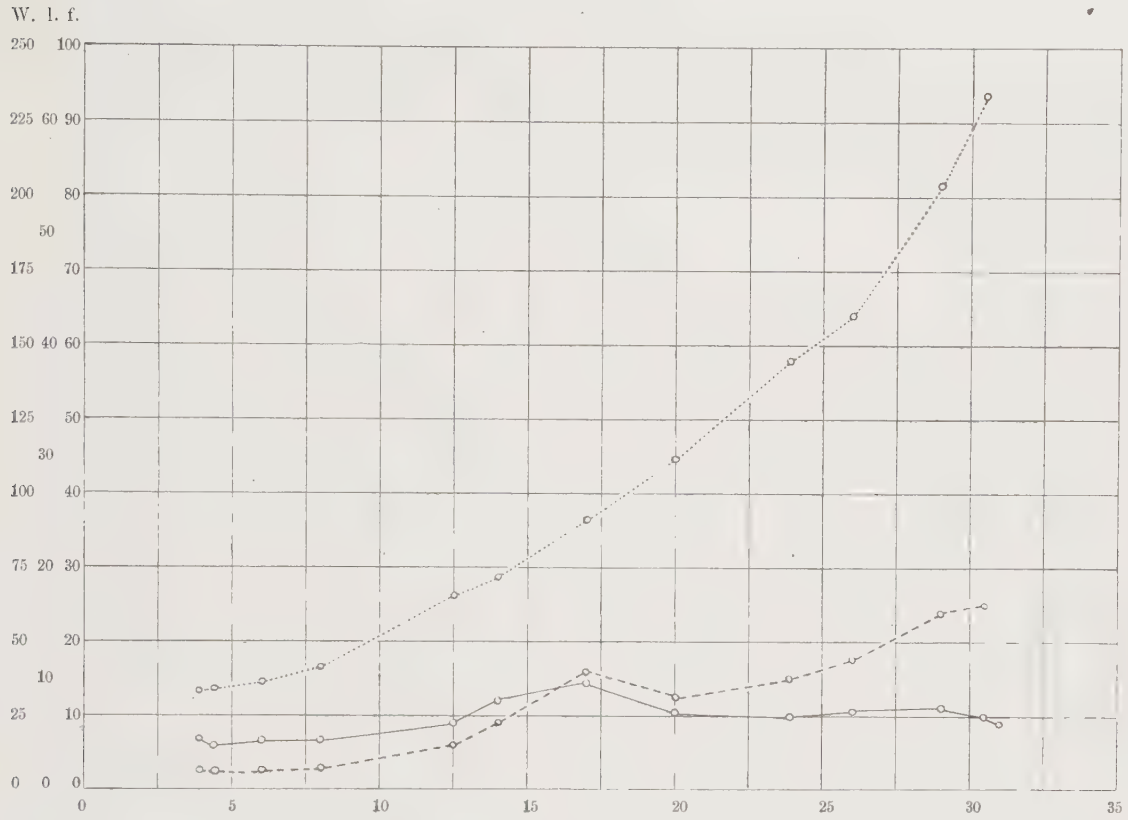

Fig. 41.

Mittelkurve (M'-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene Temperaturen; betr. Figurerklärung s. Fig. 38.

Die Veränderungen im O_2-Gehalt während des Experimentes sind erstaunlich klein, und die O_2-Konzentration sank tatsächlich bei dieser erhöhten Temperatur nicht mehr als in den Tagen vorher bei den niedrigen Temperaturen ($+ 12^0 - + 14^0$ C.) während der präliminären Versuche, wobei ich dieselben Gefässe und Kulturen benutzte. Man hätte Grund, ein grosses O_2-Defizit zu erwarten, da die O_2-Zehrung, wie alle physiologischen Prozesse, bei einer Erhöhung der Temperatur innerhalb der »Behaglichkeitsgrenzen» (Abegg 1905) schneller verlaufen muss. Die Erklärung dieser Eigentümlichkeit ist jedoch einfach genug. Wir haben vorher bei der Behandlung des Resultates vom O_2-Experiment den O_2-Zehrungsprozess in mehrere Phasen zerlegt, von

welchen wir nun die O_2-Absorption und O_2-Diffusion gegeneinander abschätzen wollen. Wir sind bereits zu dem Resultat gekommen, dass die erstere bei gewöhnlicher Temperatur schon in den oberflächlichen Schichten des Schlammes eine vollständige ist. Wenn wir vorläufig von den anderen Faktoren absehen, müssen wir mit der O_2-Diffusion als dem bestimmenden Faktor rechnen. Wir haben es dabei mit einem *heterogenen* System zu tun (Nernst 1907; Brunner 1907; Kanitz l. c., S. 11) und für einen solchen Fall gilt folgender Ausspruch des letzt genannten Verfassers: »Geht die eigentliche chemische Reaktion mit grosser Geschwindigkeit vor sich, so bestimmt die langsam durch Diffusion erfolgende Nachlieferung die Geschwindigkeit des Gesamtvorganges, und da die Diffusionsgeschwindigkeit nur wenig mit der Temperatur zunimmt, so wird auch Q_{10} des Gesamtvorganges klein sein (1.5. bis 1.2.)».

Doch dabei dürfen wir nicht zu weit gehen, und die anderen Faktoren in dem O_2-Zehrungsprozess ganz ignorieren, die unter gewissen Umständen (niedriger O_2-Spannung) und bei stark verfaulendem Schlamm eine grössere Rolle spielen müssen.

Schliesslich will ich noch hinzufügen, dass aus dem Temperaturexperiment die spezielle Folgerung in bezug auf das O_2-Experiment gezogen werden kann, dass Schwankungen in der Temperatur nicht verantwortlich gemacht werden können für die Längenreaktionen, welche als abhängig von dem Wechsel der O_2-Konzentration beschrieben wurden. Auf die Frequenz können die Temperaturschwankungen in hohem Grade störend einwirken, aber selbst solche, in einem Spielraum von 2° C, können das Bild im grossen und ganzen nicht verwischen.

Veränderungen in der Vitalität der Tubificiden bei verschiedenen konstant wirksamen Temperaturen.

Ich habe weiter gefunden, dass die Lebhaftigkeit der Tiere mit den Jahreszeiten wechselt, jedoch habe ich das nicht näher untersucht. Immerhin möchte ich aber annehmen, dass auch hier eine Temperatureinwirkung vorliegt. Die Tiere sind bedeutend lebhafter in ihrem ganzen Verhalten im Sommer als im Spätherbst. Diese Veränderung ist besonders bei dem rythmischen, wasserpumpenden Mechanismus auffällig dadurch, dass die Tiere Rythmik nur im Dyspnoëmaximum zeigen, d. h. der apnoische Zustand hat sich auf niedrigere O_2-Konzentrationen erstreckt.

Summary.

The subject under investigation has been the respiratory mechanism of the *Tubificidæ*. The animals employed for experimental purposes have chiefly been the *Tubifex Rivulorum* Lamarck and *Limnodrilus Hoffmeisteri* Claparède. Other animals that I have preliminarily had under examination will be mentioned in the course of the summary.

I. General Œcological Character of the *Tubificidæ*.

A. They feed on débris.

B. They construct tubes.

1) With violent wriggling movements they press that part of their posterior segments (which part I shall henceforth refer to as tail) projecting above the mud against the surface of the latter, and in this way a mass of mud-particles is smeared firmly about the tail by means of a mucinoid secretion.

2) Simultaneously, these particles are cast off in the form of a funnel at the mouth of the burrow, by the action of the animal in slowly drawing itself down into the latter.

C. They indicate the presence of saprobiotic habitat, in which they are to be found in great numbers: —

1) When the nutritive conditions are favourable, i. e. rich sedimentation of organic products.

2) And Oxygen present in fair quantities for at least rather long periods.

3) These two phases stand in a certain state of opposition, and consequently, in an adaptive respect, the *Tubificidæ* have to strike a balance between, on the one hand, ample nutrition and at best periodical lack of O_2, on the other hand, poor nutrition and constant abundance of O_2. With respect to this balancing problem, the conditions must be different for various chemically and physically different types of water (oligotrophic, eutrophic, heterotrophic, dystrophic waters, lakes, rivers, ponds, etc.).

D. They are to be denoted as α-mesosaprobic organisms, in view of the fact that the œcological spectra (Naumann 1919 a) in eutrophic water are projected

vertically, with the strongest saprobiotic phases at the bottom and the least saprobiotic at the surface.

E. They are eurytrophic, but show increase of numbers in the eutrophic zone.

F. They are to be ranged under the Sapropelic fauna and, with the *Chironomid*-larvæ and other animals, form the episapropelic (Surface-sapropelic) type of this fauna.

II. Habitat.

A. The habitat of the *Tubificidæ* comprises two media — mud and water.

B. The mud constitutes the nutritive medium of the *Tubificidæ*, but is unserviceable as a respiratory medium, for, according to what experiments have shown, it is completely destitute of O_2, a fact that is due to the following conditions: —

1) That even under the most favourable conditions, the superincumbent water contains little O_2.

2) That the dissolved O_2 cannot be transported down into the mud except by diffusion.

3) That the diffusion of O_2 proceeds very slowly.

4) That, finally, the small quantity of O_2 that is able to diffuse into the mud is instantly consumed by the micro-organisms, or is reduced by oxidable substances present there.

C. The water above the mud must constitute the respiratory medium of the *Tubificidæ,* this medium being exceedingly unstable in respect of O_2 on account of the saprobiotic processes emanating from the mud.

1) The saprobiotic processes may be divided into: —

a) The previously mentioned diffusion of O_2 directed towards the mud.

b) The exhalations of oxidable substances, which emerge from the mud, where they are produced.

c) The emigration of organisms, which leave the mud on experiencing lack of O_2.

2) The saprobiotic processes manifest themselves: —

a) Locally, by the formation of layers, it then being possible for the œcological spectra to be projected vertically. The two forms of local instability or layer-formation are: —

α) A respiratory macro-layerformation, which is characterized by the respiratorily heterogeneous layers being located far apart.

β) A respiratory micro-layerformation, which constitutes the preliminary stage of the former extreme type and is the most generally realized form of local instability. In this there is, at minimum differences of level above the mud-line, great divergence in the concentrations of O_2.

b) Temporarily, in successive phases, which, with respect to local instability, may be seen from two points of view: —

α) Each layer may be converted from the one type of layer to the other — micro to macro and vice versa.

β) The whole volume of water, regarded as a whole, is altered with respect to the œcological factors.

III. Respiratory adaptations, primarily directed against the instability.

A. I should desire to designate some of these adaptations as active, inasmuch as thanks to them the animal is able to utilise the medium immediately, despite the peculiarities of the latter. They are: —

1) That the *Tubificidæ* are aërobic organisms requiring for vital purposes a very low actively utilisable minimum of O_2 (Great active adaptive latitude).

2) That the *Tubificidæ* have hæmoglobin, which, for organisms in general, does not indicate the need for O_2, but the difficulty of satisfying an aërobic respiration.

3) That in order to meet the fluctuations, as the latter manifest themselves locally (the respiratory micro-layers) and temporarily (transitions between micro- and macro-layer), the *Tubificidæ* are equipped with special, aërobically active, respiratory mechanism.

B. I should desire to designate some other adaptations to resist instability as passive, inasmuch as they enable the animal to survive conditions that it cannot immediately utilise, the adaptations in question being: —

1) Great resistance to O_2 conditions below the minimum (manifested in respiratory macro-layers) that it cannot immediately utilise. It is no longer the concentration of O_2, but the time that is to be considered as variable. The *Tubifex* is capable of enduring a complete lack of O_2 for a period of 600 hours under experimental conditions, and in nature assumably still more. The resistance of the *Chironomid*-larvæ was less (80 hours). This resistance appears as an anaërobiosis, without the animal being able at the same time to avail itself of nutrition (Emergent Anaërobiosis).

2) Great resistance to products of anaërobic destruction and CO_2, both concentration and time constituting variables to be taken into consideration. The *Tubificidæ* resist CO_2 more than 24 hours at a concentration of almost 500 c. c. CO_2 per litre. In fact, I never found any concentration of CO_2 that was lethal.

C. Relating to the relationship between, on the one hand, narrow active adaptive latitude and weak resistance, and, on the other hand, wide active adaptive latitude and strongly developed resistance: —

1) Œcologically, this can be explained, for unstable (α-mesosaprobic) media demand a low active minimum for existence, the percentage of O_2 often being low, and great passive resistance to lack of O_2 and anaërobic poisons, as in these media the percentage of O_2 is often too low and only under these conditions can anaërobic poisons be produced. Such variations in the percentage of O_2 are inconceivable in stable media.

2) Physiologically, on the other hand, it has not been possible to demonstrate any connection. The hæmoglobin has here little or no significance. In the *Tubifex*

and still more clearly in the red *Chironomid*-larvæ, it undergoes under anaërobiosis, like other tissues, a decomposition," which I would characterize as an Anaërobic Inanition.

D. It might have been expected that instead of this combination of active and passive adaptations, the *Tubificidæ* would have attained an anaërobic life like the intestinal parasites. That such a transition has its definite difficulties is evident from an œcological and physiological standpoint: —

1) For higher organisms, the medium is not fitted for anaërobic metabolism.

2) Only few higher organisms in this medium can be suspected of having undergone transition from aërobiosis to such a complete anaërobiosis, e. g. *Corethra*-larvæ, certain *Cyclops*.

3) The problem of the transition from aërobiosis to so complete an anaërobiosis combined with nutrition seems just to lie in the absorption of food.

4) That, thus, the gap between the anaërobiosis combined with nutrition — which I have therefore denoted as *constant* and which is an active adaptive form — and the passive Emergent Anaërobiosis which supplements the great active adaptive latitude, is far greater than what a superficial comparison seems to show.

IV. Active Aërobic Respiratory Mechanism.

A. Functional Respiratory Mechanism.

1) The rhythm of the oscillating tail. This rhythm has the following character: —

a) It takes place in the dorso-ventral plane.

b) It proceeds in a proximal direction.

c) The amplitudes are at least approximately equal under different conditions and in different sections of the same animal.

d) The frequency is fairly constant under unaltered external conditions.

e) On the other hand, the frequency is unequal in the *Limnodrilus* and *Tubifex*, being under the same conditions greater in the latter genus.

2) The length of the posterior portion, the tail, which can vary in length on account of the animal drawing down into the mud or pushing up over the latter, by means of contractions and expansions that affect its body as a whole, varying extents of this part.

3) The current of water, the Displacement, which has the following character: —

a) It is produced by the rhythm.

b) Like the oscillating waves, it proceeds in a proximal direction.

c) It is a function of the length of the tail and the frequency of the rhythm. (Formula: Displacement $\sim$ l $\times$ f).

4. Enterorespiratory movements, which are the same in the *Tubificidæ* and *Lumbriculus*, and which consist of: —

a) Non-rhythmical opening and closing movements of the anal opening.

b) Vibratory ciliary movements in a proximal direction.

c) Intestinal pulsations in a proximal direction.

d) Possibly the defecation, the water taken in being conveyed out again by this act.

B. To changes in the percentage of O_2, effected by the water-change method, in applying which I continually proceeded from a higher to a lower O_2 percentage, the *Tubificidæ* responded by: —

1) Fluctuations in the frequency of the rhythm: —

a) At the highest concentrations of O_2, this = 0 (apnœa).

b) At a lower percentage of O_2 varying for different individuals (14·6—2·8 c. c. of O_2 per litre), it rises at once from this value 0 to a rather high figure, the animals being now in a normal rhythmical state, or eupnœa.

c) On a further sinking of the O_2 tensions, the frequency rises to a dyspnœal maximum.

d) On a further diminution of the percentage of O_2, the frequency sinks in the *Limnodrilus*, generally at once, from its highest value to 0. This fall between maximum dyspnœa and immobility occurs simultaneously in all individuals in the same experiment. By comparing the results of all my experiments in that connection, I have found the corresponding percentage of O_2 to be 0·08 c. c., or somewhat higher, per litre.

e) After this fall has taken place, the *Limnodrilus* is rhythmically immobile (asphyxia) under an unaltered or decreasing percentage of O_2.

f) The above-mentioned series of reactions in the frequency apply to *Limnodrilus*. On the other hand, the *Tubifex* exhibits from and including stage c), though not in all individuals simultaneously, an indomitable migratory impulse that results in the so-called Dyspnœal-asphyxial Migration. This migration continues even in the complete absence of O_2, the animal moving itself freely above the mud and exhibiting no respiratory rhythm.

g) If the fluctuations in the rhythm are graphically expressed in the form of a curve with the percentage of O_2 as abscissa, this curve, though irregular, shows a pronounced rise to the maximal dyspnœal stage, from which it instantaneously plunges down to 0 when asphyxia supervenes. In experiments conducted in accordance with the method known as »Altwerden des Wassers» (Kuiper 1907), in the corresponding curves of which the time forms the abscissa and which, also in other respects, cannot be compared off-hand, the curve representing the rise of the frequency is, however, very regular.

2) By variations in the length of the tail that is extended above the mud.

a) At times of maximum O_2 tensions (26·2 c. c. per litre) this projecting portion is very little, often 0·5 mm., in order to increase gradually until the termination of the apnœal stage.

b) When the rhythm commences, the length shows a diminution — a compensatory phenomenon between length and rhythm.

c) Following upon this compensatory reaction, there is a gradual increase of the length.

d) On this transition of the normal rhythmical condition to dyspnœa, the length commences to rise quickly, and, after its very last, greatest, and most sudden ascent, it attains in the maximum dyspnœal stage its highest value, generally at the same time as the frequency. This dyspnœal rise commences simultaneously in all animals, and the reaction against maximum dyspnœa occurs when the concentration of O_2 is 0·08 c. c. per litre, or somewhat higher.

e) From maximum dyspnœa, the length instantaneously sinks down to a minimum, usually simultaneously with the frequency, without the animal totally disappearing, however, into the mud.

f) The length undergoes no further regular variations after this length-minimum has been reached. The animal is in a state of asphyxia.

g) According to what has already been adduced, the *Tubifex* responds, even before maximum dyspnœa has begun, by migration, and does not therefore exhibit the last stages of the length-reactions described in the foregoing, these reactions applying to the *Limnodrilus*.

h) If the variations of length are graphically represented by a curve with the concentration of O_2 as abscissa, this curve shows, still more clearly than the frequency-curve, a strong rise to maximum dyspnœa, after which it instantly descends to the asphyxial minimum without subsequent change. The curve for apnœa-eupnœa-dyspnœa is almost asymptotic in its form.

3) By variations in the Displacement. On a sinking of the O_2 tension, the volume of the water displaced rises, as does the length and the frequency, in the form almost of an asymptotic curve, with the low leg at the point where the rhythm begins and the highest point at maximum dyspnœa.

4) By variations in the absorption of nutrition, the animal ceasing to absorb food when the O_2 is at or under a certain low concentration (0·4 c. c. O_2 per litre). I am disposed to interprete this reaction as an enterorespiratory dyspnœa, the respiratory region increasing at the expense of the nutritive function.

C. A particularly special case of varying percentage of O_2 and peculiar reactions responding to the variations in question, is denoted under experimental conditions by diurnal periodicities in the animal's respiration, when green algæ had crept into the experiment.

1) The diurnal periodicities were suspended under asphyxial conditions.

2) In sunlight, O_2 is generated, and to this the animals respond with maximum dyspnœa.

3) In bad light there is no generation of O_2, and the O_2 previously present is consumed by the mud and the animals, after which the latter respond asphyxially.

4) The sharply pronounced nature of the diurnal periodicities is determined by the discontinuous course between maximum dyspnœa and asphyxia.

D. In the series of experiments in which I have proceeded from a lower to a higher O_2 percentage, by allowing the air to have free access to the surface

of the O_2-free water, the animals exhibit a fundamentally homologous, though inverted, curve. This demonstrates: —

1) That the respiratory curve is determined reflexively solely by the O_2 present.

2) That in its essentials this curve is not determined by non-reflexive pathological changes, which should have been produced by the fact that in the series in which I have proceeded from a higher to a lower concentration of O_2, the animals had to remain too long in water loaded with anaërobic poisons.

E. The question of the mutual relationship between the various parts of the respiratory mechanism must now be considered.

1) The preliminary questions bearing upon this aspect of the subject have reference to whether, with respect to the satisfying of the need of the *Tubificidæ* for O_2, we have to reckon with: —

a) Solely intestinal respiration,

b) Solely cutaneous respiration,

c) Or, both simultaneously.

2) The importance of intestinal respiration is supported by the following evidence: —

a) The internal anatomical structure, since the vascular system of the intestine in the *Tubifex* meets the requirements of the respiratory function.

b) The fact that the capillary net of the body-wall in the *Tubificidæ*, except for certain aberrant forms furnished with gills, is little developed, a circumstance that argues against cutaneous respiration.

c) The reactions of the animals against apnœa, for it cannot be supposed that cutaneous respiration can have any effect in view of the fact that the animal has exposed only a zone of 0·5 mm. of its tail.

d) The funnel-like prolongations up into the water of the burrows. These prolongations must, of course, hamper a cutaneous respiration.

e) That the animals live in narrow tunnels that do not permit of being flushed through with water, a fact that tends to show that the respiratory mechanism is to be placed as distally as possible.

3) The evidence in favour of cutaneous respiration is as follows: —

a) The small caliber of the animal.

b) The water-current that is produced by the rhythm and which sweeps over the body.

c) The considerable length-reactions in the respiratory curve.

4) A comparison of the facts adduced in paragraphs 2 and 3 prompts one to assume that intestinal respiration is always active, but that when eupnœa and especially dyspnœa supervene, cutaneous respiration acquires a growing importance for the support of intestinal respiration, the latter experiencing more and more difficulty in satisfying the need for O_2 on account of the increasing deficiency of oxygen.

F. This brings us to the question of the interpretation of the respiratory curve in respect of the latter's origin. By mud-level experiments, in which I put the animals in tubes that had been filled with mud to different levels, variations were obtained in the curve which allow us to draw a number of important conclusions in this connection.

1) The variations in the curve under these conditions are due to the diffusion of O_2, for the stagnant water in a high and narrow tube-mouth becomes poor in O_2.

2) The animals in the cultures (tube with mud + 1 animal) with a high tube-mouth must therefore react at an early stage against a lower O_2 concentration than that which generally prevails in the vessel.

3) It is thus obvious that also with respect to the broad-filled cultures, which were otherwise employed in the investigation of the respiratory curve, diffusion of O_2 — which is by no means excluded by the broad-filling method, but only modified — must in some way or other affect in a decisive manner the reactions of the animals.

4) It cannot therefore be considered that there exists any »normal» respiratory curve, but each curve is typical solely for the special conditions under which the experiment is conducted.

5) Thus it is assumable that it is the diffusion of O_2 that forms the œcological bounds for the reactions of the animals.

G. Consequently we must make a number of theoretical calculations of the O_2 diffusion, based on Fick's formula, such as this diffusion must have been approximately realized in the water change experiments. We then find: —

1) That in a respiratory respect the changes in the water at the bottom are by no means unequivocally illustrated by analyses of the prevalent O_2 concentrations, as the changes at the bottom proceed along another track.

2) That we must bear in mind that in the water immediately above the O_2-free mud, heterogeneous layers of water in respect of O_2 are formed.

3) That when there is a high general concentration of O_2, these layers must lie tightly collected at the surface of the mud, thus a micro-layerformation.

4) That when the general O_2 concentration approximates the O_2 concentrations of the respective layers, the latter must draw themselves apart from one another and from the surface of the mud. The consequence will be an approach or even a complete transition to macro-layers.

5) That if we follow the course of a definite layer, we find that in the presence of high general O_2 concentration, the layer in question must wander for a very short stretch over the mud, in order to wander in the same time a far longer stretch when the concentration of O_2 is low, and, finally, that when the water receives addition from the O_2 concentration of the layer in question, the latter moves with the greatest rapidity.

H. With respect to this deduction I am inclined to assume: —

1) That by their reactions the animals follow a water-layer that is fixed in respect of O_2 concentration — a respiratory layer.

a) In the apnœal stage, the animal follows the layer, immediately, by length-reactions.

b) In the eupnœal stage, the animal follows the layer in question, mediately, by rhythmic movements and length-reactions, by which means water is pumped down out of the layer. How the effect of the pumping movements rises under declining O_2 concentration is demonstrated by the curve representing the displacement.

c) The compensatory reactions coinciding with the transition from apnœa to eupnœa indicate that the length-reactions are passing over from the direct to the indirect category.

d) When the respiratory layer is wandering beyond reach, maximum dyspnœa commences.

e) The cessation in the absorption of food denotes enterorespiratory dyspnœa, which arises because the animal has difficulty in following by its reactions the desired layer, when the latter rises, and instead adjusts itself to a layer poorer in O_2.

f) The strongly deflected course of the apnœa-eupnœa-dyspnœa curve is due to its congruity with the curve for the ascent of the respiratory layer under different general O_2 concentrations.

g) The fall from maximum dyspnœa to asphyxia supervenes when the layer wanders beyond reach.

h) After the layer has wandered beyond reach, the animal does not respond any longer to any fluctuations in the concentration of O_2, since such do not subsequently occur in the »bottom-water», or in any case are exceedingly small in extent.

i) The apnœa-eupnœa-dyspnœa curve denotes the utilisation of the micro-layers at hand by the aërobically active respiratory mechanism. The break between maximum dyspnœa and asphyxia indicates that, on account of the transition of the respiratory micro-layer to macro-layer, the aërobic mechanism in this moment ceases to function and is replaced by passive anaërobiosis (Emergent Anaërobiosis). The curve of the asphyxial stage signifies that the passive mechanism acts incessantly on account of the presence of the macro-layer.

2) That the enterorespiratory apparatus is the central respiratory mechanism for the supply of O_2, while in this respect cutaneous respiration plays a subordinate part.

a) Firstly, on account of the reasons that speak in favour of intestinal respiration, enumerated under H l), and, further, for the following reasons: —

b) That the small caliber of the animal has no decisive bearing whatever in favour of cutaneous respiration, at all events in the explanation of the changes in length appertaining to the apnœal stage. On account of the altered layer-formations of O_2, the animal does not come into contact with a greater volume of O_2 when it is distended at greatest length than when it projects up only 0·5 mm. On the other hand, also in this respect, the changes in length may be interpreted to signify that the animal is following a respiratory layer.

c) That the current of water produced by the rhythm can be most easily explained as a functional phenomenon for the supply of the enterorespiratory apparatus with water out of the respiratory layer.

d) That changes of length coincident with the rhythm, the purpose of which has proved to be the augmentation of the effect of the latter, should also have the function of increasing the respiratory area, a result that would have been easier to attain by pumping water through a wide tubular structure, involves a new, complicated hypothesis that is yet to be proved.

e) That the enterorespiratory apparatus seems to enter into a state of dyspnœa, which indicates that also this apparatus is capable of adapting itself to a large extent.

f) That in the light of the hypothesis that the enterorespiratory apparatus is the only, or at least the principal, mechanism for supplying the demand for O_2, the respiratory curve is capable of being readily interpreted without complicated assumptions.

3) That with respect to Bohn's grouping (1906) of the respiratory mechanism of the *Polychætæ*, the *Tubificidæ* form a third collateral group, characterized by the fact that the water is not pumped through any tubular structures by the respiratory movements of the animals, but only to the distal section of the body by sinuous oscillations.

4) That under œcological conditions in nature, the following factors are of importance:

a) That respecting the rise of the respiratory layers above the mud, we must also reckon with the time as an important variable. In view of this factor the respiratory layer will eventually attain a position of stability, situated nearer the mud-level when O_2 is present in high general concentration, and higher up, on the other hand, when the concentration is lower. These proportions are also illustrated by the curve for the ascent of the O_2-layers.

b) That when O_2 benefits the bottom organisms, it is always from the micro-layer, whereas, immediately it is to be found in the macro-layer, it is present in quite too small concentrations for the organisms in question.

I. Respecting the O_2 concentration of the respiratory layer, I have only a few characteristics to set forth, namely,

1) That its O_2 concentration is not always the same, but fluctuates around an optimum with maximum and minimum limits.

2) Optimum represents the O_2 concentration to which the animal has the greatest possibility of adapting itself and consequently can most easily do so. This optimum lies presumably in the knee of the curve coinciding with an O_2 concentration of about 2—3 c. c. O_2 per litre. The facility with which adaptation to this concentration takes place is characterized by irregularities in the commencement of the rhythm, i. e. the option to follow the respiratory layer directly or indirectly.

3) The infraoptimal O_2 concentrations are represented by the dyspnœa-leg of the respiratory curve, which shows how the animal is able to follow, with increasing difficulty, the respiratory layer in its upward wanderings. In doing this the animal adjusts itself to an ever declining concentration of O_2, e. g. by increased intestinal respiration, and finally the poorest layer in respect of O_2 comes, and this succeeds in prompting the animal to reaction against maximum dyspnœa. Maximum dyspnœa (the minimum limit) is to be sought after when the general O_2 concentration is at 0·08 c. c. per litre, and this should correspond fairly nearly with that of the »bottom-water».

4) The supraoptimal O_2 concentrations are represented by the apnœa-leg of the respiratory curve, which shows how the animal succeeds, under ever increasing difficulties, in evading the effect of such supraoptimal concentrations. Presumably, the upper maximum limit should represent the circumstance that the adaptive-apparatus did not concede the animals any further facilities for evading still higher concentrations of O_2. I have found that when apnœa supervenes the animals do not avoid a layer with a concentration of 7 c. c. O_2 per litre. Probably, however, the limit is not yet reached, but it must be near.

5) The aërobic respiratory mechanism in the *Tubifex* and *Limnodrilus* is thus adjusted in conformity with the euryoligoxybiontic (Fehlmann 1917) principle.

J. Effect of CO_2.

1) CO_2 causes a reflexive suspension of the rhythm, which recovers in time.

2) It lowers the frequency of the returning rhythm, especially at times of rather high concentration, to values far below the minimum values of the O_2 experiments, and if the O_2 concentration is sufficiently high, no rhythm at all occurs, i. e. the cessation just referred to has developed into a persisting paralysis.

3) It affects the length of the tail, though not in proportion to the concentration of CO_2, but in proportion to the cessation of the rhythm. The change of length probably falls within the bounds of the compensatory value of the rhythm, the latter being primarily determined by the concentration of O_2 present at the moment.

4) It retards the rhythm in the respiratory curve when it occurs in high concentrations, but otherwise the curve is not affected. It is therefore obvious that CO_2 has nothing to do with the essential shaping of this curve.

5) That it has nothing to do with the origin of the rhythm as a causal agent, I consider to be obvious from the fact that rhythm goes on even under very high concentrations of CO_2. Newly produced CO_2 originating from the work of the cells can now have little significance in relation to the whole.

K. Effect of Temperature.

1) The frequency is altered in conformity with Van't Hoff's rule (the RGT-Rule) with a temperature quotient $= 2{\cdot}1$.

2) The lowest value of the frequency falls below its lowest value under super abundance of O_2, and the highest value is much above the highest under a deficiency of O_2.

3) The temperature exercises no effect upon the length that cannot be explained on other grounds.

4) The displacement of water follows the variations of the rhythm with a temperature-quotient 2·4.

5) Thus alterations of temperature exercise a specific effect that cannot be assumed to be due to increased need for O_2.

6) As the temperature was regulated very carefully in the previously mentioned series of O_2 experiments, it is inconceivable that it has had any significance upon the main shaping of their results.

Thus it has been the aim of this investigation to make a simultaneous study of the œcological character of the habitat and the reciprocal adaptations of the organisms examined, in contrast to other investigations respecting animals from the sapropelic domain, in which the animal has been simply separated from its habitat, the latter being almost or completely ignored.

(Ausgedruckt am 15. Mai 1922.)

Literaturverzeichnis.

Abegg, R., Der Temperatureinfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit animalischen Lebens. Ztschr. f. Elektrochemie. Bd 11, 1905.

—, Noch ein Beitrag zum Temperatureinfluss auf Lebensprozesse. Ibid.

Alsterberg, G., Några synpunkter angående giftverkan av ammoniak och ammoniumföreningar gent emot sötvattensorganismer. Sonderabdr. mit deutschem Resumé. (Einige Gesichtspunkte betr. der Giftwirkung von Ammoniak und Ammoniumverbindungen auf Süsswasserorganismen). Skrifter utgivna av Södra Sveriges Fiskeriförening, 1920.

Babák, E. und B. Dědek, a) Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süsswasserfischen. Pflüger's Arch. Bd. 119, 1907.

— und Ot. Foustka, b) Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven (und Arthropoden überhaupt). Ibid.

—, Die Mechanik und Innervation der Atmung. Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. 1, 1912.

Baeyer, H. v., Zur Kenntnis des Stoffwechsels in den nervösen Centren. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. 1, 1902.

Bardenfleth, K. S. and R. Ege, On the anatomy and physiology of the air-sacs of the larva of Corethra plumicornis. Vidsk. Medd. Dansk Naturh. Forening. Bd 67, 1916.

Baunacke, W., Statische Sinnesorgane bei den Nepiden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie. Bd. 34, 1912.

—, Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion. Biol. Centralblatt. Bd. 33, 1913.

Beddard, T. E., A new branchiate oligochæte (Branchiura Sowerbeyi). Quart. Journ. of Mikr. Science. N. S. Vol. 33, 1892.

—, A monograph of the order Oligochaeta. Oxford 1895.

Biedermann, W., Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd 2, 1911.

Birge, E. and Ch. Juday, The inland lakes of Wisconsin. The dissolved gases of the water and their biological significance. Wisc. Geol. and Naturhist. Survey. Bull. No. XXII, Scient. Series No. 7, 1911.

— and —, A limnological study of the Finger Lakes of New York. Bull. of the Bureau of Fisheries. Vol. 32, 1912.

— and —, Further limnological observations on the Finger Lakes of New York. Ibid. Vol. 37, 1920.

Bohn, G., Sur les mouvements respiratoires musculaires des annélides marins. Compt. Rend. de la Societé de Biologie. T. 56, 1904.

—, Attitudes et mouvements des annélides. Annales des Sciences Naturelles. 9me Série. Zoologie 3, 1906.

Bondy, O., Untersuchungen über die Sauerstoffspeicherung in den Nervenzentren. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. 3, 1904.

Bounhiol, M. J., Recherches biologiques expérimentales sur la respiration des annélides polychètes Annales des Sciences naturelles. 8me Série. Zoologie et Paléontologie 16, 1902.

Brunner, E., Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Ztschr. f. physikalische Chemie. Bd. 47, 1907.

Budge, J., Ueber die Respirationsorgane von Tubifex rivulorum. Verhandl. des naturhist. Vereines der preuss. Rheinlande und Westphalens 7. Jahrg., 1850.

Bunge, G., Ueber das Sauerstoffbedürfniss der Darmparasiten. Ztschr. f. physiologische Chemie Bd. 8, 1883.

—, Ueber das Sauerstoffbedürfniss der Schlammbewohner. Ibid. Bd. 12, 1888.

—, Weitere Untersuchungen über die Athmung der Würmer. Ibid. Bd. 14, 1890.

Conseil pour l'exploration de la mer. Bulletin trimestriel des resultats acquis pendant les croisières périodiques et dans les périodes intermédiaires. 1905—1910.

Dugès, A., Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des annélides abranches. Annales des Sciences Naturelles. T. 15, 1828.

Ditlevsen, A., Studien an Oligochaeten. Ztschr. f. wiss. Zoologie Bd. 77, 1904.

Du Rietz, G. E., Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akad. Abhandl. Upsala 1921.

Erhard, H., Kritik von J. Loeb's Tropismenlehre. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 39, 1922.

Eisen, G., Eclipidrilidae and their anatomy. A new family of the limicolidae Oligochaeta. Upsala 1881.

Eisig, H., Die Segmentalorgane der Capitelliden. Mittheil. aus der Zool. Stat. zu Neapel Bd. 1, 1879.

—, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel 16, 1887.

Ekman, S., Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, 1915.

Emmerling, O., Praktikum der Wasseruntersuchung. Sammlung wiss. Praktika. Bd. 4, Berlin 1914.

Fehlmann, J. W., Die Bedeutung des Sauerstoffes für die aquatile Fauna. Vierteljahrschrift der naturforschenden Gesellschaft in Zürich. Bd. 62. Jahrg. 1917.

Fick, A., Ueber Diffusion. Poggendorff's Annalen der Physik. Bd. 94, 1855.

Frankenberg, G. v., Die Schwimmblasen von Corethra. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. und Physiol. Bd. 35, 1915.

Freudweiler, H., Studien über das Gefässystem niederer Oligochaeten. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd. 40, 1905.

Fröhlich, F. W., Zur Kenntnis der Narkose des Nerven. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. 3, 1904.

—, Das Sauerstoffbedürfnis des Nerven. Ibid.

Fuchs, K., Die Topographie des Blutgefässystems der Chaetopoden. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd. 42, 1907.

Fürth, O. v., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.

Gaarder, T., Über den Einfluss des Sauerstoffdruckes auf den Stoffwechsel I. Nach Versuchen an Mehlwurmpuppen. Biochem. Ztschr. Bd. 89, 1918.

Hensen, V., Die Thätigkeit des Regenwurms (Lumbricus terrestris) für die Fruchtbarkeit des Erdbodens. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 28, 1877.

Hentscheil, E., Ergebnisse der biologischen Untersuchungen der Elbe bei Hamburg. Mitteil. aus dem Zoologischen Museum Hamburg XXXIV, 1917.

Hesse, R., u. F. Doflein, Tierbau und Tierleben. Leipzig u. Berlin 1914.

Hesselman, H., Über den Sauerstoffgehalt des Bodenwassers und dessen Einwirkung auf die Versumpfung des Bodens und das Wachstum des Waldes. In Schwedisch mit deutschem Resumé. Meddel. från Statens skogsförsöksanstalt H. 7. Skogsvårdsföreningens Tidskrift, 1910.

Hofer, Ueber die Vorgänge der Selbstreinigung im Wasser. Münchener Medicinische Wochenschrift. 52. Jahrg., 1905.

Hofsten, N. v., Zur Kenntnis der Tiefenfauna des Brienzer und Thuner Sees. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde Bd. 7, 1913.

Hoppe-Seyler, F., Weitere Versuche über die Diffusion von Gasen in Wasser. Ztschr. f. physiologische Chemie. Bd. 19, 1894.

Hüfner, G., Ueber die verschiedenen Geschwindigkeiten, mit denen sich die atmosphärischen Gase im Wasser verbreiten, und über die biologische Bedeutung zweier von diesen Grössen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. Bd. 21, 1897.

Huss, H., Können die Cyclopiden intramolekular atmen? Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie Bd. 6, 1913—14.

Jacobsen, O., Über die Luft des Meerwassers. Annalen der Chemie und Pharmacie N. R. Bd. 91, 1873.

Jolyet, T. et P. Regnard, Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. Archives de Physiologie normale et pathologique, 2me Série, Tome 4. Neuvième année, 1877.

Jonsson, E., Kemiska undersökningar. Aus der Arbeit »Klotentjärnarna»; (Chemische Untersuchungen der Kolke des Klotengebiets). Mit Zusammenfassung in deutscher Sprache von E. Naumann. Meddel. från K. Lantbruksstyrelsen N:o 232, 1921.

Jordan, H. und B. Schwarz, Einfache Apparate zur Gasanalyse und Mikrorespirometrie in bestimmten Gasgemischen und über die Bedeutung des Hämoglobins beim Regenwurm. Pflüger's Arch. Bd. 185, 1920.

Juday, Ch. Some aquatic evertebrates that live under anaerobic conditions. Transact. of the Wisc. Acad. of Science, arts and lettres. Vol. 16 Part. I, 1908.

Kanitz, A., Temperatur und Lebensvorgänge. Die Biochemie in Einzeldarstellungen. I. Berlin 1915.

Knauthe, K., Das Süsswasser. Neudamm 1907.

Kolkwitz, R. und M. Marsson, Ökologie der pflanzlichen Saprobien. Berichte der deutsch. Bot. Ges. Bd. 26. Jahrg. 1908.

— und —, Ökologie der tierischen Saprobien. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd. 2, 1909.

—, Pflanzenphysiologie. Jena 1914.

Konopacki, M., Über den Atmungsprozess bei Regenwürmern. Bull. Internat. de l'Acad. d. Sciences d. Cracovie, 1907.

Krogh, A., On the tension of Carbonic Acid in Natural Waters and especially in the Sea. Meddelser om Grønland 26, 1904.

—, On the hydrostatic Mechanism of the Corethra Larva with an account of methods of microscopical gas analysis. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 25, 1911.

— and I. Leitch, The respitatory function of the blood in fishes. Journ. of Physiol. Vol. 52, 1918—19.

Kühne, W., Ueber die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. 1. Mittheil. Ztschr. f. Biologie Bd. 35, 1897. 2. Mittheil. Ibid. Bd. 36, 1898.

Kuiper, T., Untersuchungen über die Atmung der Teleostier. Pflüger's Arch. Bd. 117, 1907.

Lankester, E. R., A contribution to the knowledge of haemoglobin. Proceedings of the Royal Society of London Vol. 21, 1872—73.

Lauterborn, R., Die »sapropelische» Lebewelt. Zool. Anzeiger. Bd. 24, 1901.

—, Die Verunreinigung der Gewässer und die biologische Methode ihrer Untersuchung. Ludwigshafen 1903. (Nicht 1908! wie v. Ref. S. 12 angegeben worden ist).

—, Art. »Süsswasserfauna» in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften Bd. 9, 1913.

—, Die sapropelische Lebewelt. Verhandl. d. naturhistorisch-medicinischen Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 13, 1915.

Leitch, I., The function of haemoglobin in Invertebrates with special reference to Planorbis and Chironomus larvae. Journ. of Physiol. Vol. 50, 1916.

Locke, F. S., On a supposed action of distilled water as such on certain animal organisms. Ibid. Vol. 18. 1895.

Loeb, J., Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit den Heliotropismus der Pflanzen. Pflüger's Arch. Bd. 47, 1890.

—, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I. Ueber Heteromorphose. II. Organbildung und Wachsthum. Würzburg 1891 und 1892.

Meinert, Fr., De eucephale Myggelarver. (Die eucephalen Mückenlarven. Rubrik v. Ref. übersetzt.) Videnskabernes Selskabs Skrifter. 6 Raekke. Naturvid. og Mathem. Afd. 3. 1885—86.

Meyer, F., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Blutgefässsystems bei Tubifex tubifex (Müll). Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd. 54, 1917.

Miall, L. C., The natural history of aquatic Insects. London 1895.

Michaelsen, W., Oligochaeta in: »Das Tierreich». Berlin 1900.

—, Oligochaeta in: »Süsswasserfauna Deutschlands», Heft 13. Jena 1909.

—, Zentralafrikanische Oligochaeten. Ergebnisse d. II. deutsch. Zentral-Afrika-Expedition 1910—1911. Bd. 1. Zool. Leipzig 1915.

Naumann, E., Undersökningar över fytoplankton och under den pelagiska regionen försiggående gyttje- och dybildningar inom vissa syd- och mellansvenska urbergsvatten. (Untersuchungen über die Plankton- und Bodenbeschaffenheit einiger Süd- und mittelschwedischer Urgebirgsgewässer). Mit Zusammenfassung in deutscher Sprache. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 56. N:o 6, 1917.

—, Om järnets förekomstsätt i limniska avlagringar. (Über das Vorkommen von Eisen in limnischen Ablagerungen). Mit deutschem Resumé. Sv. Geol. Unders. Årsbok 12, N:o 6, 1918.

—, Några synpunkter angående limnoplanktons ökologi med särskild hänsyn till fytoplankton (Eininge Gesichtspunkte zur Ökologie des Planktons mit besonderer Berücksichtigung des Phytoplanktons). Mit deutschem Resumé. Svensk botanisk tidskrift Bd. 13, 1919 a.

—, Om planktoniska djurformer såsom orsak till färgningar i sötvatten. (Über Tierformen des Planktons, die Färbungen im Süsswasser verursachen). Sonderabdr. mit deutschem Resumé. Skrifter utgivna av Södra Sveriges Fiskeriförening 1919 b.

—, Några synpunkter angående de limniska avlagringarnas terminologi. (Einige Gesichtspunkte betr. der Terminologie der limnischen Ablagerungen). Sv. Geol. Unders. Årsbok 14, 1920.

—, Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2. Bd. 17. Nr. 18. 1921 a.

—, Undersökningar över Fytoplankton och undersökningar över bottnens beskaffenhet. Aus der Arbeit »Klotentjärnarna». (Untersuchungen über Phytoplankton und Bodenbeschaffenheit der Kolke des Klotengebiets.) Mit Zusammenfassung in deutscher Sprache. Meddel. från K. Lantbruksstyrelsen N:o 232, 1921, b.

—, Die Bodenablagerungen des Süsswassers. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 13, 1921 c.

Nernst, W., Theorie der Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Ztschr. f. physikalische Chemie Bd. 47, 1907.

Noè J., Variation avec l'habitat de la résistence des poissions à l'asphyxie dans l'air. Comt. Rend. de la Societé de Biologie. T. 45, 1893.

Nomura, E., On two species of aquatic oligochaeta, Limnodrilus gotoi Hatai and L. willeyi n. sp. Journ. of the Coll. of Science. Imper. Univ. of Tokyo. Vol. 35, Art. 4, 1913.

Nordquist, H., Studien über das Teichzooplankton. Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2. Bd. 17 Nr. 5, 1921.

Ohlendorf, O., Beiträge zur Anatomie und Biologie der Früchte und Samen einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen. Inaug.-Diss. 1907.

Ohlmüller-Spitta, Untersuchung und Beurteiluug des Wassers und Abwassers III. Aufl., Berlin 1910.

Omeliansky, W., Der Kreislauf des Schwefels. Lafar's Handbuch der technischen Mykologie 1904—1907. Bd. 3.

Pause, J., Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von Chironomus gregarius. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. Bd. 36, 1919.

Pettenkofer, M. v., Ueber den Kohlensäuregehalt der Grundluft im Geröllboden von München in verschiedenen Tiefen und verschiedenen Zeiten. Ztschr. für Biologie Bd. 7, 1871 und Bd. 9, 1873.

Petersen, C. G. Joh., Havets Bonitering II. (Bonitierung des Meeres. Rubrik v. Ref. übersetzt). Beretning fra den danske biologiske Station. Bd. 21, 1913.

Pflüger, E., Beiträge zur Lehre von der Respiration. I. Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Arch. Bd. 10, 1875.

Polimanti, O., Über die Asphyxie der Fische an der Luft und ihre postmortale Herz- und Muskelerregbarkeit. 1. Abhandl. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiolog Abth., Jahrg. 1911.

Poluta, C., Recherches sur la durée de la vie des poissons hors de l'eau. Annales des Sciences naturelles, 5me Série. Zoologie et Paléontologie 4. 1865.

Potonié, H., Die rezenten Kaustobiolithe und ihre Lagerstätten. a. Band I: Die Sapropelite. — Abh. der k. Preuss. Geolog. Landesanstalt. Berlin 1908. b. Band II — c. Band III: Die Humusbildungen und die Liptobiolithe. Ibid. 1911 und 1912.

Prandtl, L., Art. »Flüssigkeitsbewegung» in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. 4, 1913.

Pütter, A., Die Atmung der Protozoen. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd 5, 1905.

—, Der Stoffwechsel des Blutegels (Hirudo medicinalis L). Ibid. Bd. 7, 1908.

Richter, E., Die Temperaturverhältnisse der Alpenseen. Verh. d. 9. Deutsch. Geographentag. Wien 1891.

Ringer, S. and H. Sainsbury, The action of potassium, sodium and calcium salts on Tubifex rivulorum. Journ. of Physiol Vol. 16, 1894.

—, and A. G. Phear, The influence of saline media on Tubifex rivulorum. Proceedings of the Physiological Society. Ibid. Vol. 17, 1894—1895.

—, The action of distilled water on Tubifex. Ibid. Vol. 22, 1897—1898.

Ruttner, F., Die Verteilung des Planktons in Süsswasserseen. Fortschritte d. naturwiss. Forschung. Bd. 10, 1914.

Schneider, J., Untersuchungen über die Tiefseefauna des Bielersees mit besonderer Berücksichtigung der Biologie der Dipterenlarven der Grundfauna. Mitteil. d. Naturf. Ges. in Bern, 1904.

Schwartz, A., Versuche über die Veränderungen der Reflexerregbarkeit Wirbelloser bei Sauerstoffmangel und Sauerstoffüberfluss. Pflüger's Arch. Bd 121, 1908.

Sernander, R., Förna och äfja. (»Förna» und »Äfja»). Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar, 1918.

Snyder, Ch. D., The influence of temperature upon the rate of heart beat in the light of the law for chemical reaction velocity. II. Amer. Journ. Physiol. Vol. 17, 1906.

—, Concerning some recent experiments on the temperature-coefficient of nerve conduction and cardiac rhytmicity. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd 14, 1913.

Spät, W., Über die Zersetzungsfähigkeit der Bakterien im Wasser. Arch. f. Hygiene. Bd 74, 1911.

Steinmann P. und G. Surbeck, Die Wirkung organischer Verunreinigungen auf die Fauna schweizerischer fliessender Gewässer. Bern 1918.

Sterling, S. A., Das Blutgefässsystem der Oligochaeten. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd 44, 1909.

Stern, O., Art. »Osmotische Theorie» in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd 7, 1913.

Thienemann, A., Über die Bestimmung der Chironomidenlarven und -puppen. Zool. Anzeiger. Bd 33, 1908.

—, Die Bauten der Chironomidenlarven. Ztschr. f. den Ausbau d. Entwicklungslehre. 3. Jahrg. 1909.

—, Aristoteles und die Abwasserbiologie. Festschr. gew. den Teilnehmern d. 84. Versamml. Deutsch. Naturforsch. u. Ärtzte in Münster i. Westf. von der Medizinisch-Naturwiss. Ges. in Münster, 1912.

—, Der Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers und der Zusammensetzung der Tiefenfauna unserer Seen. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd 6, 1913—14.

—, Physikalische und chemische Untersuchungen in den Maaren der Eifel. II. Verhandl. des naturhist. Vereins der preuss. Rheinlande und Westfalens. 71. Jahrg., 1914.

—, Die Chironomidenfauna der Eifelmaare. Ibid. 72. Jahrg., 1915.

—, Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna in norddeutschen Seen. Arch. f. Hydrobiol. Bd 12, 1920 a.

—, Biologische Seetypen und die Gründung einer Hydrobiologischen Anstalt am Bodensee. Stuttgart 1920 b.

Vejdovský, F., System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.

Wagner, F. v., Zur Oecologie des Tubifex und Lumbriculus. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 23, 1906.

Wallengren, H., Zur Biologie der Muscheln I. Die Wasserströmungen. II. Die Nahrungsaufnahme. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Afd. 2. Bd. 1. Nr 2 und 3, 1905.

—, Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. III. Die Atmung bei den Arthropoden. Ibid. Bd. 10. Nr 8, 1914.

Whipple, G. C., The microscopy of drinking water. New York 1914.

Winterstein, H., Ueber den Mechanismus der Gewebsatmung. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd 6, 1907.

—, Die automatische Tätigkeit der Atemzentren. Pflüger's Arch. Bd. 138, 1911.

—, Die Regulierung der Atmung durch das Blut. Ibid.

—, Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie Bd. 1, 1912.

Zschokke, F., Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas. Monographien und Abhandlungen zur Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie Bd 4, 1911.

Inhalt.

Seite

Einleitung ... 3

I. **Allgemeine Züge in der Ökologie der *Tubificiden*** ... 5
Der Röhrenbau der *Tubificiden* ... 5
Die Rolle der *Tubificiden* als Indikatoren auf verunreinigtes Wasser ... 8
LAUTERBORN's sogenannte "*sapropelische Lebewelt*" ... 12

II. **Das Mileu der *Tubificiden* in ökologischer Beziehung** ... 14
Die respiratorischen Eigenschaften des Milieus der *Tubificiden* ... 14
Der O_2-Gehalt des Schlammes ... 15
Die O_2-Verhältnisse des respiratorischen Mediums ... 19

III. **Die allgemeinen Züge der Anpassungen der *Tubificiden* an ihr Milieu** ... 24
Aktive respiratorische Anpassungen der höheren Konstituenten der episapropelischen Fauna ... 24
Passive respiratorische Anpassungen der höheren Konstituenten der episapropelischen Fauna ... 28
Das ökologische Verhältnis zwischen den aërob-aktiven und den passiven respiratorischen Anpassungen ... 33
Das physiologische Verhältnis zwischen den aërob-aktiven und den passiven respiratorischen Anpassungen ... 36
Das ökologische und physiologische Verhältnis zwischen der andauernden Anaërobiose und der Notanaërobiose ... 39
Andere passive Anpassungen der episapropelischen Fauna ... 40
Die ökologische Bedeutung der Fäulnisgifte und des O_2 ... 43

IV. **Die aktiven aërob-respiratorischen Mechanismen der *Tubificiden*** ... 46
Die allgemeinen Züge der respiratorischen Bewegungen der *Tubificiden* ... 46
Die Reaktionen der *Tubificiden* auf Wechsel im O_2-Gehalt ... 53
Der Effekt der Rythmik ... 67
Die Reaktionen der *Tubificiden* auf "Altwerden des Wassers" ... 76
Asphyktische Störungen in der Blutcirkulation ... 82
Das "O_2-Diffusionsexperiment" ... 84
Tägliche Periodizitäten in den Reaktionen der *Tubificiden* ... 91
Durch O_2-Mangel hervorgerufene Störungen in der Nahrungsaufnahme ... 94
Die Darmatmung ... 98
Darmatmung oder Hautatmung? Möglicherweise beides? ... 105
"Das Schlammhöhenexperiment" ... 110
Die Diffusionsverhältnisse zwischen Wasser und Schlamm ... 117
Die ökologische Bedeutung der respiratorischen Kurve ... 122
Die O_2-Konzentration der respiratorischen Schicht ... 130

V. **Die Einwirkung der Kohlensäure auf die respiratorischen Mechanismen** ... 137
Die respiratorischen Reaktionen der *Tubificiden* auf Änderungen in der CO_2-Konzentration 137
Die respiratorische Kurve der *Tubificiden* bei hoher CO_2-Konzentration ... 146

VI. **Die Einwirkung der Temperatur auf die respiratorischen Mechanismen** ... 150
Die Reaktionen der *Tubificiden* auf Temperaturwechsel ... 150
Veränderungen in der Vitalität der *Tubificiden* bei verschiedenen konstant wirksamen Temperaturen ... 158

Summary in Englisch ... 159
Literaturverzeichnis ... 171